UNTERSUCHUNGEN ZUR KONSTRUKTION, FUNKTION UND EVOLUTION DES FLUGAPPARATES DER LIBELLEN (INSECTA, ODONATA)

von

HANS KLAUS PFAU

Institut für Zoologie der Johannes Gutenberg-Universität, 6500 Mainz, Deutschland (B.R.D.)

ABSTRACT

The sceletal morphology and mechanics of the flight apparatus of the Odonata are described. The different types of muscle systems are functionally interpreted, taking into account various aspects of aerodynamics. — Electrophysiological experiments reveal a functional relationship between several mechanoreceptors located at the wing base (a chordonotal organ and two rows of campaniform sensilla) and the pronation-supination movements of the wing. — A comparison of the flight apparatus of Odonata with those of Ephemeroptera and Neoptera leads to the reconstruction of an ancient flight system in Pterygota. It may thus be concluded that flight ability has evolved only once, supporting the hypothesis of a monophyletic origin of the Pterygota. Within the Pterygota independent lineages have lead to highly autapomorphous characters in the flight apparatus of extant Odonata, Ephemeroptera and Neoptera. — The results of earlier research on functional morphology and evolution are discussed.

INHALTSVERZEICHNIS

EINLEITUNG

Die Odonata (Libellen) sind stammesgeschichtlich alte, palaeoptere Insekten, die relativ unverändert bis ins Karbon zurückreichen (Hennig, 1969). Ihre stark autapomorphe Prägung macht eine systematische Einordnung innerhalb der Pterygota schwer. Mehrere Möglichkeiten wurden schon durchgespielt und begründet (s. die Zusammenfassungen und kritischen Kommentare von Hennig, 1969, Kristensen, 1975 und Matsuda, 1981). Dabei spielte die Beurteilung verschiedener Merkmale des Flugapparates eine große Rolle. Matsuda (1981) etwa postulierte eine polyphyletische Entstehung der Pterygota (und unabhängige Entwicklung der Flugfähigkeit bei Odonaten einerseits und Ephemeropteren + Neopteren andererseits), wobei er sich wesentlich auf Homologie- und Funktionsinterpretationen der grundlegenden Bearbeitung des Odonaten-Flugapparates von Tannert (1958) bezog. Er deutete allerdings an, daß Schwierigkeiten existieren, die einem direkten Nachvollziehen (und Begreifen) der Ergebnisse Tannert's im Wege stehen: “Wing articulation, especially that of Odonata, is difficult to study. At one time, while working on the insect thorax (Matsuda, 1970), I gave up studying wing articulation in Odonata after a few hours attempt, and decided to rely completely on the work by Tannert (1958), which must have been completed after years of study”. Ohne genaue Kenntnis und Bewertung der Struk-

turen und Funktionen (die sich erst als Ergebnis komplizierter, wechselseitiger Erhellungen ergeben; vgl. Hennig, 1950, 1982) stehen stammesgeschichtliche Hypothesen aber auf einem schwachen Fundament. Das Beispiel der umstrittenen Evolution der Pterygota zeigt deutlich, daß Übereinstimmungen fast beliebig entweder als Konvergenzen, Symplesiomorphien oder Synapomorphien interpretiert und begründet werden können. Es ist aber für eine Entscheidung zwischen diesen Möglichkeiten notwendig (wenn auch leider in vielen Fällen noch nicht möglich), Rekonstruktionen der Grundpläne und der davon ausgehenden, natürlich auf jeder Stufe funktionsfähigen evolutiven Abwandlungen durchzuführen — unter Berücksichtigung des Funktionszusammenhanges der Strukturen im ganzen "Apparat" und auch der ökologischen Wertigkeit des Apparates. Die Beurteilung der Merkmale des Odonatenflugapparates darf schon deshalb keineswegs kommentarlos allein auf die Arbeit von Tannert gestützt werden, weil auch andere Autoren zu akzeptabel erscheinenden, im einzelnen aber abweichenden Ergebnissen kamen. Russenberger & Russenberger (1959/60) vermitteln z.B. in ihrer (in der Literatur wenig beachteten) Arbeit einen umfassenden Einblick in die Konstruktion des Odonatenflugapparates; ihre Ergebnisse zur Mechanik des Skeletts wurden anschaulich dokumentiert und mit Hilfe von Modellen untermauert. In der angelsächsischen Literatur sind vor allem die Arbeiten von Clark (1940), Neville (1960) und Hatch (1966) zu nennen. Vergleicht man die Ergebnisse dieser Autoren untereinander, und mit den Befunden von Tannert, so findet man grundsätzliche Unterschiede (sowie auch Widersprüche und Unklarheiten innerhalb der einzelnen Arbeiten). Eine Entscheidung zwischen den verschiedenen Hypothesen ist jedoch ohne eigene Anschauung und Bewertung nicht möglich.

Diese Situation machte eine Neubearbeitung des Libellenflugapparates (der offensichtlich für die Klärung wesentlicher stammesgeschichtlicher Fragen von Bedeutung ist) notwendig. Dabei wurde erneut von einer Analyse der Thorax- und Flügelmechanik ausgegangen; v.a. dieser Weg bietet sich als der primäre Zugang zum Verständnis des Flugapparates an (Experimente an vor dem Windkanal fliegenden Libellen bringen dagegen erhebliche Schwierigkeiten mit sich — ihre Interpretation wäre außerdem ohne die funktionsmorphologische Basis kaum möglich). Darauf aufbauend wurde der Versuch unternommen, die Funktion der Flugmuskeln (Kraftwirkungen, Zeitpunkt der Kraftentwicklung, antagonistische Kraftbeziehungen) zu erschließen, und — mit Hilfe (sicher vorläufiger) aerodynamischer Überlegungen — auch ihre Bedeutung für den Flug abzuschätzen. Die Analyse der Flügelmechanik stellte außerdem eine Voraussetzung für die Untersuchung mechanorezeptiver, für die Flugsteuerung wesentlicher Sinnesorgane des Flügels dar. Die Ergebnisse zur mechanischen Beanspruchung und Funktion der Rezeptoren wurden elektrophysiologisch und mit Hilfe von Funktionsmodellen überprüft.

Ein Hauptziel der Untersuchungen war die Erhellung der Evolution des Flugapparates der Odonaten — und auch der übrigen Pterygoten. Voraussetzung dafür ist eine vergleichende Analyse aller drei rezenten Teilgruppen der Pterygota, also der Odonaten, Ephemeropteren und Neopteren. In der Literatur über die beiden letztgenannten Gruppen finden sich jedoch wiederum v.a. morphologische Detailbeschreibungen; die Funktionsmorphologie der Flugapparate wird (wie im Falle der Odonata) keineswegs genügend berücksichtigt und nicht übereinstimmend beurteilt. (Im Hinblick darauf unterliegt Matsuda (1981), der unsere Kenntnisse der außerordentlich komplizierten Flügelgelenkung der Ephemeroptera für ausreichend hält, einem Irrtum.) Auch für diese Gruppen mußte daher von eigenen Ergebnissen und Bewertungen ausgegangen werden.

1. SKELETTMORPHOLOGIE, SKELETTMECHANIK UND MUSKELFUNKTIONEN

Material und Methode

Das Skelett- und Muskelsystem des Thorax wurde durch Sektion v.a. an großen Anisopteren (*Aeshna cyanea* Müll., *Aeshna mixta* Latr., *Anax imperator* Leach), zum Vergleich auch an verschiedenen Zygopteren und der Gattung *Epiophlebia* Calvert (als Vertreter der Anisozygopteren), untersucht. Parallel dazu wurden Mazerate herangezogen.

Die Skelettmechanik kann nur an frischtoten Tieren analysiert werden (auch nach dem Einfrieren in stark verdünntem Alkohol sind Libellen noch lange für Bewegungsuntersuchungen brauchbar). Zur Feststellung von Lage und Zusammenspiel der Gelenke wurden verschiedene Experimente durchgeführt: die Teile des Flügels wurden z.B. von außen bewegt; die Bewegun-

gen wurden durch Zug an den Muskelsehnen ("von innen") überprüft; einzelne Gelenke wurden festgelegt oder durchtrennt; u.s.w. Zur Kontrolle wurden mechanische Modelle angefertigt (u.a. auch ein Gesamtmodell, das alle Bewegungsmöglichkeiten enthält — Pfau, in Vorb.). Einige wesentliche Gelenk- oder Biegestellen der Kutikula (v.a. der Flügelbasis) liegen so versteckt, daß eine direkte Beobachtung an intakten Strukturen unmöglich ist. In diesem Fall mußten die Teile freipräpariert, oder ganz aus dem Zusammenhang isoliert, untersucht werden (so mußte z.B. die Oberseite der Flügelbasis für eine gleichzeitige Sicht auf die mit wichtigen Gelenken versehene ventrale Kutikula gefenstert werden). Da jeder Eingriff auch zu Veränderungen der Mechanik führen kann, war es notwendig, an Einzelteilen gewonnene Ergebnisse jeweils an vollständigen Strukturen erneut zu überprüfen.

Die Flügelbasis erwies sich als kompliziert ("verschachtelt") gegliedert. Die Analyse der Mechanik wird z.T. dadurch erschwert, daß einer Bewegung auch mehrere Drehachsen zugrundeliegen können — daraus resultierende Verformungen von Teilen führen dann während des Bewegungsablaufs zur Veränderung der Achsen-Ausrichtung(en). Kaum eine Drehachse ist stabil. Übergeordnete Bewegungen (etwa der Flügelschlag) können die Lage von Achsen so verändern, daß andere (untergeordnete) Bewegungen in bestimmten Abschnitten des Schlags eingeschränkt oder vollständig gesperrt werden. Diese Komplikationen machen es notwendig, bei der Beschreibung und zeichnerischen Darstellung der Skelettmechanik starke Abstraktionen vorzunehmen.

Die Muskeln des Flugapparates sind oft "zwischen" den verschiedenen Bewegungssystemen angeordnet, weisen also Hebelarme zu mehreren Drehachsen auf ("polyfunktionelle Muskeln"). Aus der wechselseitigen Abhängigkeit der Systeme, oder aus ihrer mechanischen Begrenzung, lassen sich in einzelnen Fällen Schlüsse auf die zeitliche Einschaltung und Funktion eines Muskels ziehen. Da direkte Informationen über Kontraktionsstärke und -zeitpunkt fehlen (und die beim Flug wirkenden passiven Kräfte auch höchstens geschätzt werden können) mußte das Zusammenspiel der Kräfte in dieser Weise (hypothetisch) rekonstruiert werden.

Skelettmorphologie

In diesem Kapitel soll die Morphologie der thorakalen und pteralen Strukturen nur kurz umrissen werden — eine genauere Darstellung weiterer Details wird in den folgenden Kapiteln vorgenommen.

Bei der Beschreibung des Tergum wird hier zunächst v.a. das Mesotergum berücksichtigt. Während Vorder- und Hinterflügel (sowie Meso- und Metapleurum) weitgehend gleich aufgebaut sind, unterscheiden sich Meso- und Metatergum stärker voneinander; darauf soll auf S. 61f. noch näher eingegangen werden. Der Aufbau des Tergum wird nur für seine vordere bis mittlere Region dargestellt; kaudal-lateral ist das Tergum vielseitig biegbar (weicher) und "folgt" den verschiedenen Flügelbewegungen ohne wesentlichen mechanischen Einfluß (es ist dort also auch nicht hebelnd am Flügelschlag beteiligt). Das Sternum (höchstens als Ursprungsgebiet einiger hier behandelter Muskeln interessant) wird ganz weggelassen. (Detaillierte morphologische Beschreibungen finden sich in älteren Arbeiten; Zusammenfassung bei Matsuda, 1970.)

Bis auf wenige Ausnahmen werden nur solche Teile beschrieben und benannt, die als funktionelle Einheiten (= Bewegungseinheiten) zu erkennen sind. Da in der Beurteilung der Funktion (und der Abgrenzung von Funktionseinheiten) wesentliche Unterschiede zu vorhergehenden Arbeiten bestehen, müssen zum Teil neue Bezeichnungen eingeführt werden. Einige ältere Homologievorstellungen konnten nicht bestätigt werden. Die fraglichen Strukturen (z.B. Pterale 1, Basalare) werden hier zunächst so neutral wie möglich benannt; auf ihre Homologie wird v.a. im Kapitel 3 näher eingegangen.

Tergum

Auf der Höhe des Flügelvorderrandes befindet sich ein stabiles vorderes Randelement des Tergum, die Tergalbrücke (Tb, Abb. 1—5). Sie verbindet die Costalplatten (CP, Abb. 1a und 3) des rechten und linken Flügels. Die Tergalbrükke steht auf beiden Seiten über ein Gelenk (t1) mit der Unterseite der dorsalen Wandung der vorderen Costalplatte (vCP, Abb. 3) in Kontakt. Von ihrer Mitte ragt ein unpaares Apodem ins Köperinnere, das Hebelapodem (HA, Abb. 1); es bildet Ansatz und Hebel (vgl. S. 58f.) der dorsalen Längsmuskeln (dlm, Abb. 1 und 2).

An die Tergalbrücke schließt eine mittlere Region des Tergum (T, Abb. 1a und c) an. Diese ist etwa in der Segmentmitte auf beiden Seiten laterad zu je einem "Tergalzapfen" (TZ, Abb. 1a) ausgezogen, der zusammen mit einem da-

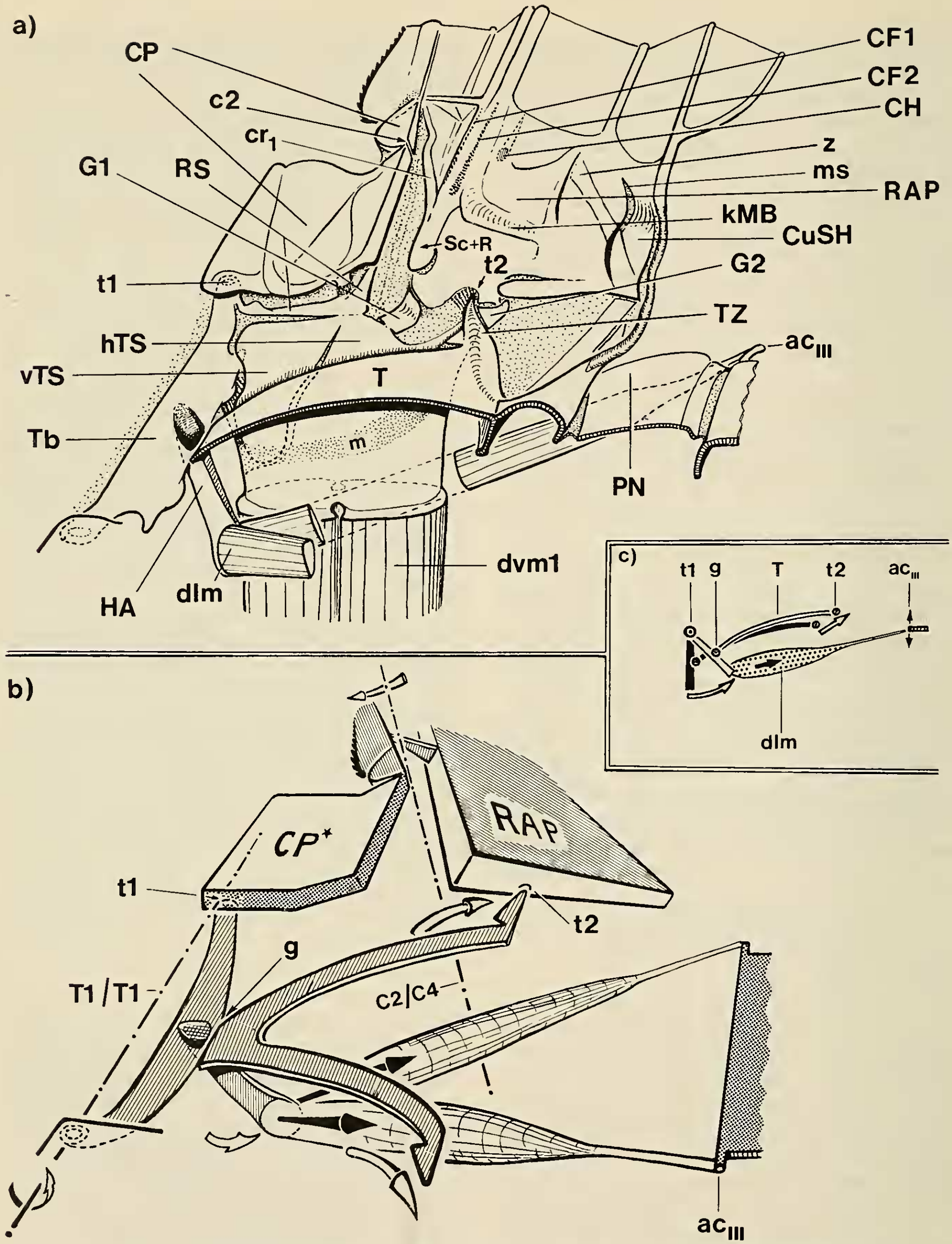


Abb. 1. (a) Blick von dorsal-medial auf das Mesotergum und die Basis des rechten Vorderflügels einer Aeshnide. Hinter der Tergalbrücke (Tb) ist das Segment durch einen Sagittalschnitt geöffnet, so daß Apodeme und Muskeln zu sehen sind. Membran fein punktiert — einige besonders verstärkte Membranstellen wurden hervorgehoben: zwischen Tb und vTS (vgl. S. 60), zwischen CP und RS (vgl. S. 51) und zwischen TZ und RAP (bei t2). Dorsaler Ansatz des Chordotonalorgans (CH) schraffiert. TZ, G2 und t2 liegen in Wirklichkeit vertieft. (b) Schema des Vorschwingmechanismus des Vorderflügels (Ansicht wie in a). CP* und RAP zu soliden Platten vereinfacht, der Tergum-Mittenbereich (T in a) als 2-armiges Gestänge dargestellt. Bewegte Elemente schraffiert. (c) Tergale Mechanik — noch stärker vereinfacht: Das Hebelapodem (HA) wurde auf die Höhe des t1-Gelenks versetzt, wodurch der vom dlm genutzte Hebel zum Ausdruck kommt.

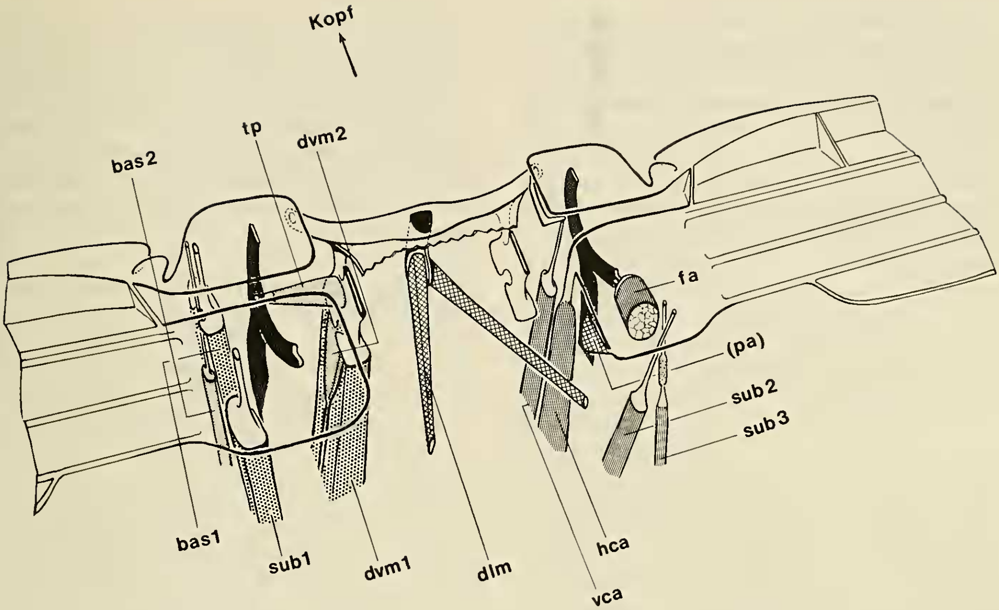


Abb. 2. Flugmuskulatur. Blick von hinten-oben auf das mesothorakale Segment. Flügelbasis durchsichtig gedacht, Tergum weitgehend entfernt, Pleuralleiste und pleurale Gelenkköpfe dunkel hervorgehoben. Die Muskeln wurden zur besseren Übersicht weit voneinander getrennt. Nur der dlm ist paarig dargestellt. Linke Körperseite: Muskeln des Flugmotors (punktiert); Mitte und rechte Seite: Vor- Zurückschwingmuskeln (gekreuzt schraffiert) und pronatorisch-supinatorische Drehmuskeln (schraffiert). pa nur bei Zygopteren und *Epiophlebia*, dlm im Metathorax der Anisoptera reduziert. Muskelfunktionen s. Tabelle 1, S. 112f.

hinter liegenden Gelenksklerit ("2. Gelenksklerit" G2, Abb. 1a) eine komplizierte Gelenkstelle zwischen Tergum und Radioanalplatte (RAP, Abb. 1a) ausbildet.

Zwischen Tergalzapfen und Tergalbrücke liegt, lateral von der Tergummittenregion, ein morphologisch komplexer Seitenbereich des Tergum. Hier ist (rechts und links) das Apodem des großen Dorsoventralmuskels (dvm1, Abb. 1a und 2) ins Körperinnere versenkt. (Außer dem dvm1 dient das Apodem auch den Muskeln dvm2 und tp sowie einem Tergocoxalmuskel als Ursprungs- bzw. Ansatzgebiet.) Die mediale Wand der doppelwandigen Einstülpung geht, von einer schmalen Membranzone (m) unterbrochen, in die Tergummittenregion (T) über, die laterale Wand tritt (über weitere Sklerite und Membranen) mit dem Flügel in Beziehung. Die Lateralwand wird hier als Tergalsklerit bezeichnet. Dieser Sklerit ist bei Anisopteren im Metathorax einteilig, im Mesothorax dagegen durch ein Gelenk in zwei Teile gegliedert (vorderer Tergalsklerit vTS und hinterer Tergalsklerit hTS, Abb. 1a; vgl. auch S. 59f. — für Zygopteren und *Epiophlebia* s. S. 109f.).

Der vordere Tergalsklerit[1]) ist vorn gelenkig mit der Tergalbrücke verbunden (vgl. Abb. 1a und S. 60) und besitzt lateral ein in Tierlängsrichtung verlaufendes Gelenk zu einem hier als Randsklerit bezeichneten Seitenelement (RS, Abb. 1a und 3). Der untere Abschnitt des vorderen Tergalsklerits bildet das Ursprungsgebiet des Tergopleuralmuskels (tp, Abb. 2 und 5).

Der Randsklerit, der sich schmal zwischen dem vorderen Tergalsklerit und der Costalplatte in der Tierlängsrichtung erstreckt, ist vorn am Costalplatten-Tergalbrücken-Gelenk t1 beteiligt (Abb. 1a, 2 und 3); hinten ist er laterad zu einem in den Flügel hineinragenden Zipfel, dem Ansatz des vorderen Coxoalarmuskels (vca, Abb. 2 und 3), ausgezogen.

Der hintere Tergalsklerit ist kaudal mit dem Tergalzapfen TZ verwachsen (Abb. 1a). Kurz davor vermittelt ein kleines Skelettelement, der

[1]) Das gut abgrenzbare Skelettelement wird in der Literatur oft mit dem Pterale 1 der neopteren Insekten homologisiert (vgl. Matsuda, 1970, l.c. S. 390). Dafür spricht jedoch weder seine Lage noch seine Muskulatur (s. auch S. 84 und 88).

"1. Gelenksklerit" (G1, Abb. 1a), ebenfalls zur Radioanalplatte. Direkt am lateralen Gelenk dieses Sklerits (dem Gelenk zur Radioanalplatte) inseriert der hintere Coxoalarmuskel (hca, Abb. 2 und 3).

Pleurum

Die Pleuralleiste verzweigt sich am oberen Ende in die beiden Flügelgelenkköpfe, den vorderen Gelenkkopf und das Fulcrum (vGK, F; Abb. 2 und 3). Diese Gelenkköpfe bilden, zusammen mit der Costal- bzw. Radioanalplatte, die pleuralen Hauptgelenke des Flügels (p1 und p2; Abb. 7). Dicht bei der dorsalen Verzweigungsstelle der Pleuralleiste inseriert der Tergopleuralmuskel tp (Abb. 2 und 5), der weiter medial von der Seitenwand des dvm1-Apodems entspringt.

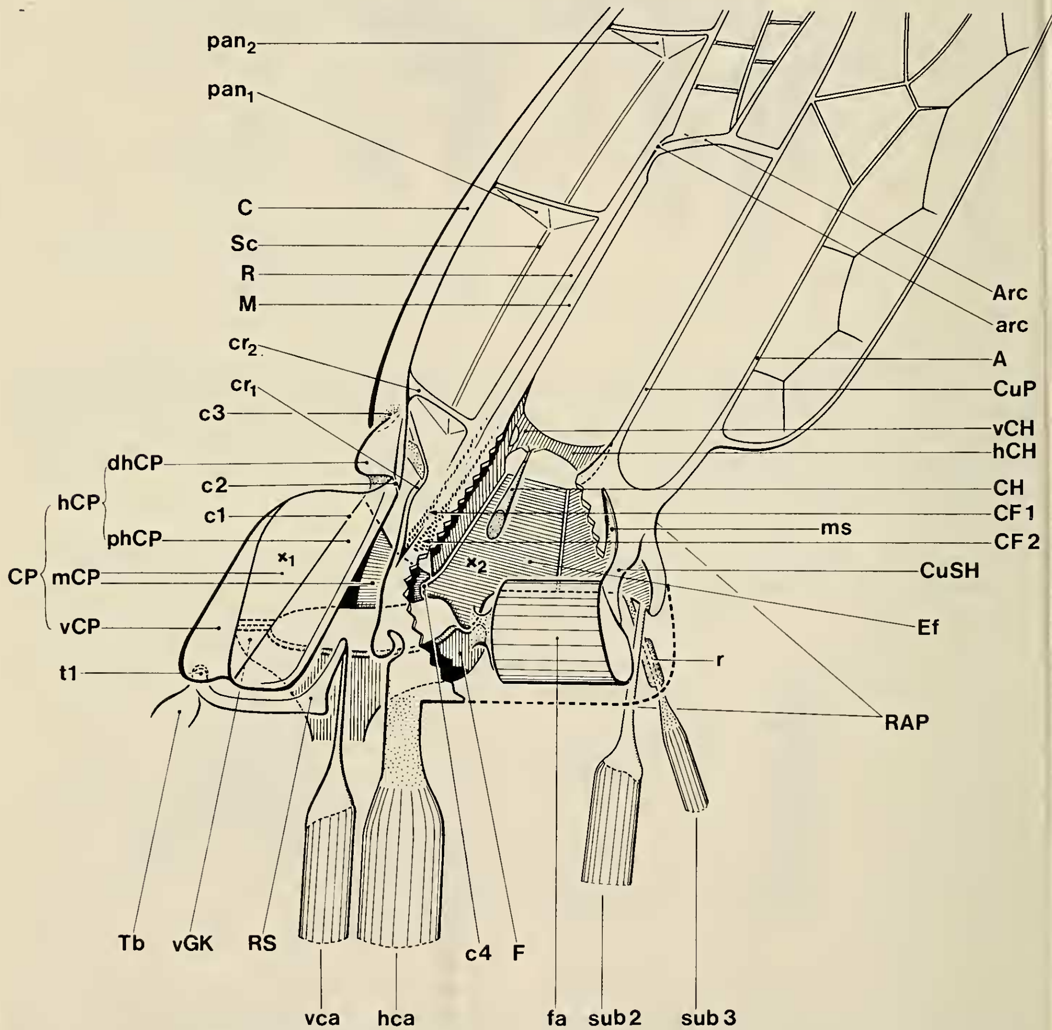


Abb. 3. Schema der Basis des rechten Flügels einer Aeshnide (Blick von medial-dorsal). Die Membran zwischen den Skleriten wurde fast überall entfernt, die RAP dorsal aufpräpariert; dadurch werden Strukturen in der RAP (CH, fa) sowie die Flügelunterseite und das Pleurum (letztere eng schraffiert) sichtbar. Die Muskeln beider Drehbereiche des Flügels wurden eingezeichnet (bis auf den bei x_2 ansetzenden sub1, der v.a. als Senker zu betrachten ist). x_1 kennzeichnet die Angriffsstelle des reinen direkten Senkers bas1. Die Ausrichtung des Flügel-Chordotonalorgans (CH) wurde (zur besseren Sicht auf das vordere Epifulcrum-Gelenk) geringfügig verändert (vgl. Abb. 1a).

Der vordere Gelenkkopf ist eine Bildung, die nur den Odonaten zukommt (vgl. Kapitel 3). Die an dieser Stelle brückenartig verbundene Dorsal- und Ventralwandung der (auf dem vGK aufliegenden) Costalplatte (Abb. 7) wäre damit als Analogie zur durchgängigen Sklerotisierung des Pterale 2 der Neopteren auf der Höhe des (hinteren!) Gelenkkopfes (Fulcrum) anzusehen. Die funktionelle Bedeutung der Stabilisierungen ist leicht einzusehen: in beiden Fällen entsteht durch Verschmelzung der Wandungen eine besonders verfestigte Auflagestelle des Flügels auf einem pleuralen Gelenkkopf.

Die sog. Epipleurite, Basalare 1 und 2 und Subalare, die bei der Mehrzahl der Pterygoten im dorsalen Bereich des Pleurum liegen, sind bei Odonaten nicht ohne weiteres aufzufinden: Das Basalare 2 wird hier — in grundsätzlicher Abweichung zu bisherigen Auffassungen — als ein ursprünglicher, vorn in der Flügelbasis befindlicher Teil des Flügels aufgefaßt; das Basalare 1 dagegen als eine pleurale Neubildung der Neopteren, die bei Odonaten (und Ephemeropteren) — noch nicht gelenkig abgesetzt — als fester Bestandteil des Pleurum vorliegt (vgl. Kapitel 3). Der hinter dem Fulcrum liegende Epipleurit, das Subalare, ist bei Libellen als ein kleiner Sklerit im oberen Sehnenabschnitt des Muskels sub1 zu erkennen (es wurde hier nicht abgebildet); allerdings kann die Homologie nicht gesichert werden (vgl. auch S. 42). Der Sklerit hat für die Mechanik des Flügels keine Bedeutung — er dient wohl v.a. der Verstärkung der Sehne des großen Senkermuskels.

Flügelbasis

Die Flügelbasis ist aus zwei größeren Elementen, Costalplatte und Radioanalplatte[1]) (CP, RAP; Abb. 1a und 3), aufgebaut. Während eine der Radioanalplatte äußerlich ähnliche Sklerotisierung auch in der Flügelbasis der Ephemeropteren aufzufinden ist, bereitet die Homologisierung der Costalplatte (zumindest ihres proximalen Hauptteils) größere Schwierigkeiten. Verschiedene Autoren haben das Problem dadurch gelöst, daß sie die Costalplatte insgesamt mit der Humeralplatte anderer Insekten homologisierten (s. z.B. Hennig, 1969, l.c. Abb. 25, oder Matsuda, 1970, 1979) und demzufolge annahmen, daß in der Flügelbasis der Odonaten zwei Humeralplatten existieren. In der vorliegenden Arbeit wird nur die "distale Costalplatte" Tannert's mit der Humeralplatte homologisiert (vgl. Kap. 3).

Die abweichende bisherige Homologisierung der Costalplatte beruht wohl z.T. darauf, daß die vorderen Epipleurite, die Basalaria, bei Odonaten nicht (wie "üblich") vorn unter der Flügelbasis anzutreffen sind. Einige Bearbeiter (z.B. Clark, 1940; Chao, 1953; Asahina, 1954) schlossen daraus, daß die große Kappensehne des Basalarmuskels als das ins Körperinnere versenkte Basalare zu betrachten ist. An die Kappensehne würde dann folgerichtig zum Flügel hin die Humeralplatte anschließen. Nach Matsuda (1981), der eine unabhängige Evolution der Flugfähigkeit der Odonaten annimmt, fehlen die Epipleurite bei Libellen jedoch von vornherein (l.c. S. 391f.).

In der Costalplatte (CP) können drei Teile unterschieden werden: vordere, mittlere und hintere Costalplatte (vCP, mCP und hCP; Abb. 3). Diese Bezeichnungen werden in Anlehnung an Tannert (1958) verwendet. Zur hinteren Costalplatte wird hier jedoch auch die "distale Costalplatte" Tannert's gerechnet. Die hCP besteht damit aus der proximalen hinteren Costalplatte (phCP, Abb. 3; "regio posterior der proximalen Costalplatte" bei Tannert) und der distalen hinteren Costalplatte (dhCP, Abb. 3; "distale Costalplatte" bei Tannert; Humeralplatte bei anderen Autoren, vgl. Kap. 3). Diese Benennungsänderung soll die Darstellung erleichtern und der engen funktionellen Beziehung von phCP und dhCP bei Pronations-Supinationsbewegungen (im Abschlagsdrehbereich, vgl. S. 47ff.) gerecht werden.

Die Unterseite der mittleren Costalplatte bildet, zusammen mit dem vorderen Gelenkkopf (vGK), das vordere pleurale Hauptgelenk p1 des Flügels (Abb. 3 und 7). Wenig lateral davon inserieren der große, direkte 1. Basalarmuskel sowie der viel schwächere 2. Basalarmuskel (Abb. 2: bas1, bas2; Ansatzstelle des bas1 bei x_1 in Abb. 3). Die Unterseite der mittleren Costalplatte ist nach kaudal verlängert (dieser Abschnitt entspricht dem Basalare 2 der Neopteren, vgl. oben und Kap. 3) und tritt über ein Gelenk mit der Radioanalplatte in Verbindung (c4, Abb. 3, 7, 9 und 10). Die übrigen, dorsalen Gelenke der Costalplatte werden weiter unten und auf den S. 48f., 58 beschrieben.

Während die Costalplatte sich distad nur in der Costa fortsetzt, stellt die Radioanalplatte (RAP) das Ausgangsgebiet der übrigen Flügellängsadern dar. Sie ist (im Gegensatz zur CP)

[1]) Radius-Analis-Platte bei Tannert (1958).

nicht scharf abzugrenzen, da ihre vorderen und hinteren Bereiche funktionell zum distalen Flügel (den "Flügelsektoren", vgl. S. 43 und S. 46ff.) zu rechnen sind. Außerdem ist die RAP nicht (wie andere Autoren annahmen; vgl. Tabelle 1, S. 112f.) für sich gegenüber der CP beweglich. Der Begriff RAP umfaßt daher eigentlich keine Funktions- (= Bewegungs-) Einheit — er wurde dennoch hier zur Kennzeichnung eines morphologisch abgrenzbaren Flügelteils beibehalten. Wie bei Tannert (1958) wird auch die Sklerotisierung der Unterseite der Flügelbasis (kaudal von der ventralen mCP) zur RAP gerechnet. Die RAP stellt somit eigentlich keine Platte, sondern eine doppelwandige "Auftreibung" der Flügelbasis dar. Durch sie kann man nach distal — wie bei einem Handschuh in die Finger — in die einzelnen Flügellängsadern gelangen (nach cranial ist der "Handschuh" zur CP hin offen, ebenso nach proximal-ventral zum Thorax-Lumen; Abb. 3).

Die komplizierten Verformungen der RAP bei Drehbewegungen des Flügels um Längsachsen (S. 46ff.) lassen innerhalb der RAP vier verschiedene Funktionsteile erkennen:

1. — In der Mitte der Unterseite der RAP liegt ein Sklerit, der vorn und hinten durch (gut "gängige") Scharniergelenke (e1, e2, Abb. 7) scharf begrenzt ist. Er wird hier als Epifulcrum (Ef, s. Abb. 3 und 7) bezeichnet. Verstärkungsleisten der Innenwand des Epifulcrum (Abb. 10) sorgen dafür, daß der Sklerit nur schwer verformbar ist und so bei den Flügel-Verwindungsbewegungen (S. 46ff.) ein stabiles Widerlager bildet. Dieser wichtige (bisher anscheinend noch nicht beschriebene und nur bei Odonaten abgrenzbare) Sklerit bildet proximal den Gelenkauflagepunkt des Flügels auf dem Fulcrum (p2). Wenig distal davon setzt der kräftige 1. Subalarmuskel (sub1, Abb. 2; Ansatzstelle bei x_2 in Abb. 3) am Epifulcrum an. Er ist, wie der bas1, mit einer langen, hart sklerotisierten Kappensehne versehen, die dorsal in eine membranöse Sehne übergeht. Im membranösen Teil der Sehne ist ein kleiner Sklerit, wahrscheinlich der Rest des Subalare, zu erkennen (deutlich v.a. bei Zygopteren).

Man könnte auch das Epifulcrum selbst mit dem Subalare homologisieren, das dann bei Odonaten in der Flügelbasis "inkorporiert" wäre (vgl. auch die entsprechende Lage des hinteren, zweiten Basalare im Flügel — s. S. 41 und Kap. 3). Da es jedoch nur schwer vorstellbar ist, daß das Subalare die Stelle der ventralen Flügelbasis, die vorher dem Fulcrum auflag, verdrängt hat oder umgekehrt bei den übrigen Pterygoten sekundär aus dem Flügel ausgewandert ist (dann würde bei Odonaten ein nicht-homologes Fulcrum/Flügelgelenk vorliegen), ist das Epifulcrum wohl eher als ein Teil der ursprünglichen ventralen, dem hinteren Gelenkkopf aufliegenden Flügelbasis zu betrachten.

2. und 3. — An das Epifulcrum schließen vorn und hinten Seitenelemente der RAP an, die funktionell als Basisteile des distalen Flügels (der Flügelsektoren, in welche sie ohne gelenkige Abgrenzung übergehen; vgl. S. 43) aufzufassen sind. Sie werden als Costalsektor-Basis und Cubitalsektor-Basis bezeichnet (CoSB, CuSB; Abb. 7). Während die Unterseite dieser Teile (hinten bzw. vorn) mit dem Epifulcrum die schon beschriebenen Scharniergelenke e1 und e2 bildet, ist die Wand ihrer Oberseite in der RAP nicht deutlich abgegrenzt: die Costalsektor-Basis endet kaudal an einer (nur bei Bewegung der Teile sichtbaren) Biegezone in der RAP-Oberseite, die dem vorderen Epifulcrum-Gelenk e1 der Flügelunterseite gegenüber liegt und ungefähr parallel zu ihm verläuft (vgl. S. 47ff.); die Cubitalsektor-Basis ist dorsal in komplizierter Weise über Biegestellen (die ebenfalls erst bei Bewegung erkennbar sind) "eingelenkt" (vgl. S. 53ff.).

Nach vorn — zum Membranspalt zwischen RAP und CP (Abb. 1a) hin — ist die CoSB durch eine diagonal zur Costa ziehende, aderähnliche Verdickung (cr_1, Abb. 3) begrenzt. Dort, wo diese auf die Costa trifft, besitzt die CoSB (bzw. die RAP) ein Gelenk zur (hinteren) Costalplatte (c3, Abb. 3). Die ventrale Wandung beider RAP-Seitenteile (CoSB und CuSB) ist auf der Innenseite mit Verstärkungsleisten versehen (Abb. 10), die — ähnlich wie die entsprechenden Bildungen des Epifulcrum — eine Verformung der Teile bei den Verwindungsbewegungen (vgl. S. 46ff.) verhindern.

4. — Die verbleibende, dorsal zwischen CoSB und CuSB liegende mittlere Zone der RAP wird hier — da sie nur schwer abzugrenzen ist (s. oben) — nicht gesondert bezeichnet.

Außer den beiden schon erwähnten Basalarmuskeln (bas1 und bas2) steht noch ein weiterer Muskel mit der CP in einer Beziehung, der vordere Coxoalarmuskel vca. Er bewegt (indirekt, über den Randsklerit RS wirkend; vgl. S. 39 und 51) die hCP nach unten. Zur RAP ziehen (außer dem 1. Subalarmuskel) noch vier (bei Zygopteren und *Epiophlebia* fünf) weitere Muskeln (Abb. 2 und 3). Auf diese soll auf S. 46ff. und 57ff. näher eingegangen werden.

Flügel

Distal von der Costal- und Radioanalplatte beginnt die eigentliche Flügelspreite. Sie besteht aus 2 Hauptteilen, die nach ihrer (proximalen) vorderen Randader benannt werden: Costalsektor und Cubitalsektor (CoS, CuS; Abb. 8).

Der Costalsektor umfaßt die Fläche zwischen Costa und Radius (basal incl. Media) bis zum Nodus-Gelenk (n, Abb. 8). Diese Fläche wird durch stabile Queradern zwischen Costa und Radius versteift (cr_2, pan1, pan2; Abb. 3). Proximal-vorn tritt der CoS (über das Gelenk c3) mit der hinteren Costalplatte in Beziehung (vgl. S. 41f.), proximal-kaudal geht er (als CoSB) in die Radioanalplatte über.

Der Cubitalsektor, der proximal den Cubitus (CuP: Cubitus posterior; s. Abb. 3 und 8) und die Analis (A) als Hauptadern enthält, ist über den Arculus (Arc), und andere Queradern bis hin zum Nodus, gelenkig mit dem Costalsektor verbunden. Seine Basis (CuSB) bildet, wie weiter oben beschrieben wurde, einen kaudalen Abschnitt der RAP. Innerhalb des Cubitalsektors kann kaudal noch ein (v.a. bei Anisopteren im Hinterflügel großer) Analsektor unterschieden werden. Dieser Teil ist für sich anscheinend nicht aktiv beweglich. Er spielt wohl bei der Verwölbung des Flügels (bei pronatorischer Verwindung) eine Rolle (vgl. S. 49f. und S. 54).

Die beiden Flügelsektoren sind in Wirklichkeit nicht scharf gegeneinander abgrenzbar. Sie gehen distal — da bei den Verwindungsbewegungen zur Flügelspitze hin mehr und mehr der ganze Flügel erfaßt wird — ineinander über. Je nachdem, ob der Flügel pronatorisch oder supinatorisch verwunden wird, betrifft dies die mittleren und distalen Bereiche der Sektoren jedoch in unterschiedlicher, nicht symmetrischer Weise (vgl. S. 46ff.).

FLÜGELANTRIEB ("FLUGMOTOR")

Der Flügel wird beim Auf- und Abschlag um die (durch die beiden pleuralen Hauptgelenke p1 und p2 gebildete) Scharnierachse P1/P2 (Abb. 7) bewegt. Der dorsoventrale indirekte Hebermuskel dvm1 hebelt den Flügel (durch Senkung des Tergum) nach oben, die direkten Senker bas1 und sub1 ziehen ihn nach unten (Abb. 2, 4 und 5).

Libellen fliegen demnach mit einem "indirekt-direkten" Schlagmechanismus (vgl. z.B. Weber, 1933, l.c. S. 167; Pringle, 1957; Tannert, 1958). Neuerdings (vgl. z.B. Snodgrass, 1958; Nachtigall, 1968; Hennig, 1969, 1972; Hadorn & Wehner, 1974; Schneider & Günther, 1978) wird der Flügelschlagmechanismus der Odonaten jedoch als Antagonismus direkter (!) Heber und direkter Senker beschrieben, und ausgehend davon auch gefolgert, daß die Flügel der beiden Seiten unabhängig voneinander (also auch gegenläufig) geschlagen werden könnten. So dargestellt, und als Besonderheit der Libellen verallgemeinert, ist dies falsch. Einerseits greifen die dvm1 nicht direkt am Flügel an; andererseits sind rechter und linker Flügel durch die starre Tergalbrücke (Tb), an der die indirekten Hebermuskeln der beiden Seiten mittelbar angreifen, gekoppelt (Abb. 1a, 2, 4 und 5). Eine gegenläufige Aktion der eng beieinanderliegenden Hebermuskeln der beiden Körperseiten (in den Abb. wurden sie aus Darstellungsgründen weiter auseinander gerückt) ist unwahrscheinlich und wurde bisher auch nicht nachgewiesen (vgl. dazu auch S. 45f. und Anm. 11, S. 115). (Entsprechendes betrifft natürlich auch die direkten Senker der beiden Seiten, welche die Ausgangsposition des Tergum, für einen erneuten Aufschlag, wiederherstellen.) Schließlich ist der Subalarmuskel, der, zurückgehend wohl auf Weber (1933), auch für Libellen als direkter Heber verkannt wird (vgl. Schneider & Günther, 1978), mit Sicherheit ein Senker, so daß ein (unilateraler) Antagonismus direkter Basalar- und Subalarmuskeln ebenfalls nicht vorliegt.

Die verbreitete Ansicht, daß Libellen einen "rein direkten" Flugmechanismus besitzen, geht z.T. anscheinend darauf zurück, daß medial der pleuralen Gelenkköpfe tatsächlich auch direkte Heber am Flügel angreifen; entsprechend ihrer geringeren Stärke können diese Muskeln jedoch nicht als Haupt-Antriebsmuskeln angesehen werden — es sind eindeutig Stellmuskeln mit akzessorischer Antriebsfunktion (vgl. S. 47ff. und S. 97f.). Die davon gut abgesetzten, weiter medial verlaufenden indirekten Heber (dvm1) sind viel mächtiger und greifen deutlich am Tergum an; merkwürdigerweise werden sie oft nicht beachtet. Daß die Libellen wahrscheinlich phylogenetisch auf Vorfahren zurückgehen, die auch beim Abschlag einen indirekten Antriebsmuskel, den dorsalen Längsmuskel, einsetzten, wird auf S. 78ff. näher erläutert.

Die Flügelschlagbahn verläuft — infolge der von hinten-unten nach vorn-oben geneigten Scharnierachse P1/P2 — nicht senkrecht, sondern schräg, von hinten-oben nach vorn-unten. Der Flügelab- und -aufschlag ist also in Wirklichkeit ein Ab-Vor- und Auf-Zurückschlag. Die Anisopteren zeigen dabei gegenüber den

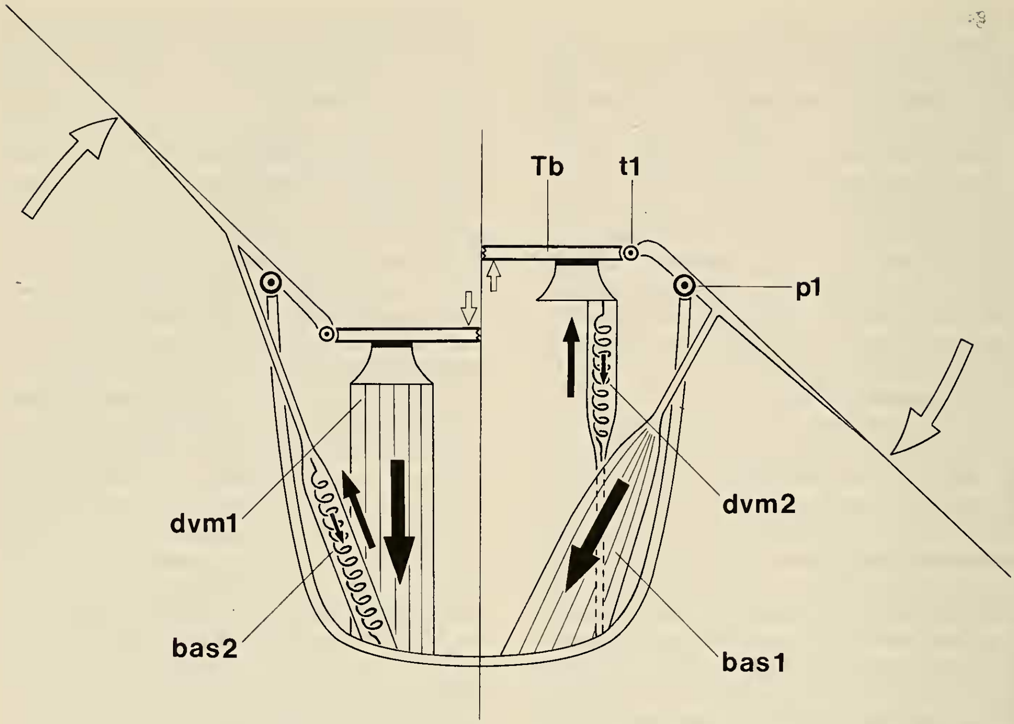


Abb. 4. Schematische Darstellung der Funktion kleiner, tonischer Muskeln als zugfederartige "Drosselmuskeln" der Antriebs-Heber (linke Hälfte) und -Senker (rechte Hälfte). Querschnitt durch den Thorax auf der Höhe der Tergalbrücke.

Zygopteren und Anisozygopteren (*Epiophlebia*) eine steilere Ausrichtung dieser (festgelegten) "Grund-Schlagbahnebene" (Abb. 28: großer Winkel λ_1 in a) und b) gegenüber λ in c); vgl. auch Tannert, 1958, l.c. Abb. 37 und 38). Dementsprechend sind die Thoraxsegmente (und damit auch die Muskeln, Terga etc.) in den beiden Gruppen verschieden stark schräggestellt (in den Abbildungen wurde die schräge Ausrichtung der Segmente in der Regel nicht berücksichtigt).

Die Muskulatur des Flugapparates der Libellen kann (relativ grob) in drei Kategorien unterteilt werden: 1) Die mächtigen Auf- und Abschlagsmuskeln (die "Powermuskeln") dvm1, bas1 und sub1, die den Flügel als Ganzes bewegen; man kann sie als die wesentlichen Antriebsmuskeln eines übergeordneten "Flugmotors" ansehen. 2) Muskeln, die zwar auch den Flügelschlag und den Flügel als Ganzes betreffen (weshalb sie ebenfalls dem Flugmotor zuzurechnen sind), aber — da sie erheblich schwächer als die Powermuskeln und wahrscheinlich tonisch aktiv sind — als "Einstellmuskeln des Flugmotors" betrachtet werden müssen (s. S. 45f.). 3) Muskeln, die in der Größe dazwischen liegen und die eigentlichen Stellmuskeln verkörpern; sie verändern, mehr oder weniger unabhängig vom Antriebssystem, durch Bewegung von untergeordneten Teilsystemen die Anstellung oder die Schlagbahn des Flügels (s. S. 46ff. und S. 57ff.).

In vielen Fällen ist es allerdings noch fraglich, ob Muskeln tonisch oder phasisch aktiv sind (oder beide Kontraktionsmöglichkeiten besitzen). Meine Versuche, dies durch elektrische Reizung festzustellen, führten nicht immer zu eindeutigen Ergebnissen. Einzelne Muskeln kontrahierten sich auf jeden Einzelreiz hin (dvm1, bas1, sub1, sub2, vca, hca, fa; auch beim dlm war dies in einem Experiment der Fall) — sie sind demnach als phasisch einzuschätzen. Andere Muskeln (bas2, sub3) sprachen auf Einzelreize nicht an und zeigten erst bei höherer Reizfrequenz eine Kontraktion; dies wurde als Anzeichen einer tonischen Aktivität angesehen.

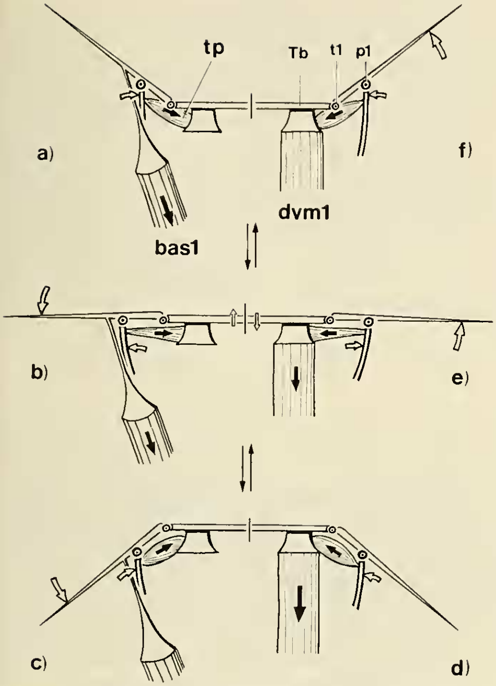


Abb. 5. Schema des bistabilen Schlagmechanismus; Abschlag a → c, Aufschlag d → f. Querschnitte durch den Thorax auf der Höhe der Tergalbrücke. Die Pleuralleiste wird in der ersten Hälfte beider Schlagphasen (bis b bzw. e) seitwärts ausgelenkt; ihre Rückstellkraft ist durch den Tergopleuralmuskel (tp), der bis zur Schlagmitte gedehnt wird, einstellbar. Da eine gegenphasige Bewegung des rechten und linken Flügels unwahrscheinlich ist, muß der Flügel der anderen Körperseite (mit gleicher Bewegungsrichtung) jeweils gedanklich ergänzt werden.

Hier müssen weitere Untersuchungen, v.a. aber elektrophysiologische Ableit-Experimente an fliegenden Tieren, angeschlossen werden.

Einstellmöglichkeiten des Flugmotors

Zwei kleine Muskeln, der 2. Basalarmuskel und der 2. Dorsoventralmuskel (bas2, dvm2; Abb. 2) greifen mit sehr langen Sehnen (der eigentliche, die Muskelfasern enthaltende Teil ist also nur kurz) so am Flügel bzw. Tergum an, daß sie — wie die großen, dicht bei ihnen liegenden Muskeln bas1 bzw. dvm 1 — als Ab- bzw. Aufschlagsmuskeln des Flugmotors betrachtet werden könnten. Der Größenunterschied zu den phasischen Antriebsmuskeln bas1 und dvm1 ist jedoch so gravierend, daß eine phasische Kontraktion (bas2 beim Abschlag, dvm2 beim Aufschlag) als relativ wirkungslos angesehen werden muß (darauf wies bereits Hatch, 1966, hin). Nimmt man dagegen eine tonische Kontraktion an[1]), so ergibt sich, daß der bas2 der Aufschlagswirkung des dvm1, der dvm2 dagegen der Abschlagswirkung des bas1 entgegenwirkt (Abb. 4)[2]). Damit könnten Flügelgeschwindigkeit und Amplitude beim Auf- und Abschlag getrennt eingestellt werden. Die Muskeln wären jetzt als Zugfedern (mit variabler Federkonstante!) jeweils in die Phase des antagonistischen Antriebsmuskels eingeschaltet; sie würden nur in dieser Phase "belastet", in der anderen dagegen "entlastet". (Dieser Gesichtspunkt wurde von Hatch, 1966 — und auch von Neville, 1960 — übersehen; s. dazu auch S. 92f. und S. 111ff. Zu dem funktionell ähnlichen Muskel sub3 vgl. S. 56.)

Während die Muskeln bas2 und dvm2 jeweils nur in eine Schlagphase (drosselnd) eingreifen, kann ein weiterer, wohl ebenfalls tonischer Muskel, der Tergopleuralmuskel (tp, Abb. 2), den Flügelauf- und -abschlag (in symmetrischer Weise) beeinflussen. Der Muskel vermag die Pleuralleiste nach innen zu ziehen, was im Mesothorax zu einer gegenseitigen Annäherung der Ränder eines dorsalen Membranspaltes, der sich zwischen den Episterna der beiden Körperseiten befindet, führt. Drückt man bei einem frischtoten Tier die Pleuren nach medial, so schließt sich der Spalt ebenfalls, und die Flügel werden entweder auf- oder abgeschlagen — je nach ihrer Ausgangsstellung diesseits oder jenseits der Schlagmitte. Da die starre Tb für einen konstanten Abstand zwischen den Gelenken t1 der beiden Körperseiten sorgt, und der Abstand t1-p1 ebenfalls konstant ist, schwingen die Pleuren demnach beim natürlichen Auf- und Abschlag zunächst seitwärts (entgegengesetzt zur Kraftrichtung des tp: Öffnen des Membranspaltes) und dann, mit der tp-Kraft, nach innen zurück (Schließen des Spaltes). Das bedeutet, daß der tp (beim Flug tonisch kontrahiert) jeweils nur in der zweiten Schlagphasenhälfte als

---

[1]) Am bas2 durchgeführte elektrische Reizversuche deuten darauf hin, daß zumindest dieser Muskel beim Flug tonisch kontrahiert ist (vgl. S. 44).

[2]) Ein weiterer dünner Muskel, der Tergocoxalmuskel (hier nicht abgebildet; dvm5 bzw. tc in der Tabelle 1, S. 112f.) könnte theoretisch eine ähnliche Funktion wie der dvm2 haben. Da er jedoch an die Coxa zieht, ist er wohl eher als Beinbeweger zu betrachten. Im Gegensatz zum dvm2 ist die Sehne des dvm5 kurz, der eigentliche Muskelteil dagegen lang.

Synergist der Antriebsmuskeln der betreffenden Schlagphase wirksam ist; in der ersten Hälfte beider Schlagphasen, in der die Pleuralwände nach lateral bewegt werden, ist er dagegen ihr Antagonist (vgl. Abb. 5). Der Tergopleuralmuskel der Libellen ist damit als Einstellmuskel eines bistabilen Mechanismus ("Klickmechanismus") zu betrachten, ähnlich wie der Pleurosternalmuskel oder der Tergopleuralmuskel[1]) der Fliegen (vgl. Boettiger & Furshpan, 1952; Nachtigall & Wilson, 1967; Heide, 1971; Pfau, 1973; Pfau et al., 1977). Dieser Mechanismus bewirkt, daß die Antriebskräfte des Flugmotors beim Auf- und Abschlag unterschiedlich auf die beiden Schlagphasen-Hälften verteilt werden: sie werden anfangs (in der ersten Hälfte) teilweise zur Überwindung der (durch den tp veränderlichen) "Pleuralfeder" eingesetzt, während ihnen in der zweiten Schlagphasen-Hälfte (jenseits des instabilen Klickpunktes; Abb. 5b, e) die Federkraft des zurückschwingenden Pleurum wieder hinzugefügt wird (die zunächst "abgezweigten" Teilkräfte gehen dem Flügelschlag also nicht verloren). Eine Bedeutung des bistabilen Schlagmechanismus könnte daher darin liegen, daß die Antriebsmuskeln (die sich im Prinzip nur bis zum Klickpunkt zu kontrahieren brauchen) im isometrischen Bereich arbeiten können. Außerdem könnten Schlagfrequenz und Thorax-Resonanzfrequenz aufeinander abgestimmt werden (entsprechend wie beim Pleurosternalmuskel der Fliegen, vgl. Nachtigall & Wilson, 1967).

Der Flügelschlag kann also — abgesehen von Veränderungen der Kontraktionsstärke und Frequenz der Antriebsmuskeln — durch relativ schwache, tonische Neben- bzw. Verspannmuskeln beeinflußt werden. Die Wirkung der beiden Muskeltypen (bas2, dvm 2 — tp) auf den Flügelschlag ist jedoch grundsätzlich verschieden. Durch die Muskeln bas2 und dvm2 können wohl kleinere Schlagunterschiede zwischen rechtem und linkem Flügel bewirkt (oder ausgeglichen) werden. Bei symmetrischer Arbeit der Antriebsmuskeln sind damit Geschwindigkeits-, Phasen- und Amplitudenunterschiede möglich, die wahrscheinlich bei Steuerbewegungen eine wesentliche Rolle spielen (vgl. auch S. 92f.). Die tp-Muskeln der beiden Körperseiten stellen dagegen die Stärke eines bistabilen Klickmechanismus ein. Dies setzt allerdings eine weitgehend gleichartige (symmetrische) Schlagbewegung der Flügel beider Körperseiten voraus (Abb. 5), woraus geschlossen werden könnte, daß größere Rechts-Links-Unterschiede der Flügelschwingung (bei Wendeaktionen) und ein stärkerer Einsatz des Klickmechanismus (beim schnellen Vorwärtsflug?) nicht zu vereinbaren sind.

[1]) Dieser letztere Muskel, genauer der Pleuralleiste-Subtegula-Muskel (dessen medialer Ursprung bei verschiedenen Dipteren von der Subtegula zum Tergum-Seitenrand verlagert sein kann; vgl. Mickoleit, 1969, l.c. S. 160), ist wahrscheinlich — da der Sklerit vTS der Subtegula entspricht (vgl. S. 87f.) — dem tp der Odonaten homolog.

Drehbewegungen des Flügels um die Längsachse

Die Bewegungsrichtungen des Flügels bei Drehung um die Längsachse sind durch die Begriffe Pronation und Supination gekennzeichnet: Bei einer Pronation bewegt sich die Flügelvorderkante nach unten und die Hinterkante nach oben; dabei beschreibt die Hinterkante, infolge der (bei Insekten wohl in der Regel) weit vorn liegenden Drehachse, einen größeren Kreisbogen als die Vorderkante. Bei der Supination wird die Vorderkante entsprechend nach oben, die Hinterkante nach unten bewegt.

Pronation und Supination werden beim Libellenflügel durch zahlreiche Gelenke und gelenkähnliche Stellen in der Flügelbasis und im Flügel ermöglicht. Dabei kann der gesamte Drehspielraum in zwei Unterbereiche, "Abschlagsdrehbereich" und "Aufschlagsdrehbereich", unterteilt werden (Abb. 6). Diese beiden Bereiche müssen getrennt betrachtet werden, da ihnen eine unterschiedliche Mechanik zugrunde liegt. Die Bezeichnungen für sie sind jedoch insofern nicht ganz treffend, als die Drehbereiche beim Flug den beiden Schlagphasen nicht genau "entsprechen" müssen. So kann der Flügel z.B. schon vor der oberen Schlagwende (also noch in der Aufschlagsphase) in den Abschlagsdrehbereich hineinbewegt werden (vgl. S. 97f.). Die extremen Flügelanstellungen der beiden Bereiche (p_{max} und S_{max}, Abb. 6) werden jedoch sicher nur innerhalb der jeweiligen Schlagphase erreicht.

Die beiden Drehbereiche grenzen in einer mittleren Anstellung (0°, s. Abb. 6) aneinander. An dieser Stelle sind sie (von beiden Seiten her) durch Anschläge mechanisch getrennt. Wird der Flügel von der mittleren Anstellung aus proniert oder supiniert, so führen beide Bewegungen (also die Pronation im Abschlagsdrehbereich und die Supination im Aufschlagsdrehbereich) zu einer Verwindung des Flügels

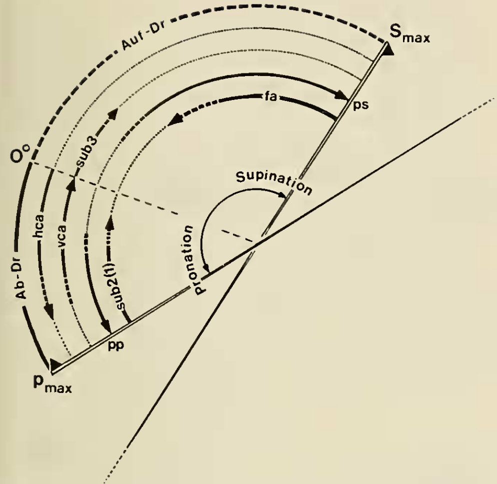


Abb. 6. Flügeldrehbereiche und -kräfte (qualitatives Schema). Querschnitte durch den Flügel — das schwarze Dreieck kennzeichnet die Flügel-Vorderkante und -Oberseite. Ab-Dr Abschlagsdrehbereich, Auf-Dr Aufschlagsdrehbereich (bei 0° durch Anschläge gegeneinander abgegrenzt); pp passiv-pronierende, ps passiv-supinierende Kräfte.

(allerdings auf ganz verschiedene und nicht symmetrische Weise); dabei ist es gleichgültig, ob die Drehungen durch Muskelkräfte (aktiv, von proximal aus) oder durch Luftkräfte (passiv, von distal aus) bewirkt werden. Eine gleichzeitige Aktivität von Muskeln, die den Flügel entgegengesetzt verwinden, kann als unwahrscheinlich angesehen werden (jedenfalls innerhalb der Schlagphasen). Die den Flügel gleichsinnig drehenden Muskeln der beiden Drehbereiche können andererseits aufgrund der mechanischen Trennung nur "hintereinandergeschaltet" wirksam werden; z.B. kann der Pronator des Abschlagsdrehbereichs erst dann optimal "greifen", wenn die supinatorische Verwindung im Aufschlagsdrehbereich vorher ganz rückgängig gemacht ist — der Einflußbereich des "rückdrehenden" Pronators im Aufschlagsdrehbereich endet dabei beim 0°-Anschlag. So kann über die Grenze der Drehbereiche hinweg strenggenommen nicht von Synergisten oder Antagonisten gesprochen werden, selbst wenn der Flügel im Prinzip im gleichen oder entgegengesetzten Sinn gedreht wird. Die verschiedenen Muskeln sind demnach funktionell sowohl nach ihrem Drehbereich als auch nach ihrer Drehrichtung zu charakterisieren. Darüber hinaus können anscheinend zwei Haupttypen von Drehmuskeln unterschieden werden: 1) "Wendepunktsmuskeln", die den Flügel am Auf/Abschlags- bzw. Ab/Aufschlagsumkehrpunkt drehen, und 2) "Einstellmuskeln" der Flügelanstellung, die die Flügelanstellung innerhalb der eigentlichen Ab- oder Aufschlagsphase beeinflussen.

Die Drehbewegungen des Flügels um die Längsachse werden im folgenden "chronologisch", zunächst für den Flügel-Abschlag (Abschlagsdrehbereich) und dann für den Aufschlag (Aufschlagsdrehbereich), behandelt; dabei soll jeweils zuerst auf die zugrundeliegende Mechanik des Drehbereichs und dann auf die in ihm wirkenden Kräfte eingegangen werden.

Abschlagsdrehbereich

Mechanik. — Am Ende des Aufschlags geht die supinatorische Aufschlagsverwindung mit dem Ausschwingen des Flügels (bzw. seiner Verlangsamung durch die beginnende Kontraktion der Abschlagsmuskeln) zurück: passiver, v.a. durch elastische Rückstellkräfte bedingter Teil der Pronation der oberen Schlagwende im Aufschlagsdrehbereich (vgl. S. 53ff.). Der Flügel vollzieht jetzt eine darüber hinausgehende Pronationsdrehung in den Abschlagsdrehbereich hinein, die mit großer Wahrscheinlichkeit aktiv, durch einen phasischen Muskel, verursacht wird (vgl. S. 50). Obwohl beide Vorgänge pronatorisch sind, müssen sie aufgrund der unterschiedlichen Mechanik der beiden Drehbereiche getrennt behandelt werden (s. oben).

Im Abschlagsdrehbereich ist fast die gesamte Flügelbasis — die ganze Radioanalplatte (und mit ihr die gesamte Flügelspreite) sowie ein Teil der Costalplatte — an der Drehbewegung beteiligt (im Gegensatz zum Aufschlagsdrehbereich, in dem nur ein kaudaler Bereich der RAP bewegt wird und die übrige Flügelbasis in Ruhe bleibt). Nur die mittlere und die vordere Costalplatte (mCP, vCP; Abb. 3) sind nicht (oder nur geringfügig, wie im Falle der vCP[1])) betroffen; sie bilden damit — im Verein mit dem pleuralen, vorderen Gelenkkopf (vGK), auf dem sie aufliegen — das für die Bewegungen im Abschlagsdrehbereich wesentliche Widerlager (dunkel hervorgehoben in Abb. 8, 9a, b und 14). Der bewegte Teil des Flügels soll hier, zur Ver-

[1]) Die vCP steht proximal mit der hCP in Verbindung und wird bei der Abbiegung der hCP (s.S. 49) geringfügig verformt und um t1 gedreht. Diese Bewegung wurde hier — da kein Einfluß auf andere Bewegungssysteme ersichtlich ist — vernachlässigt.

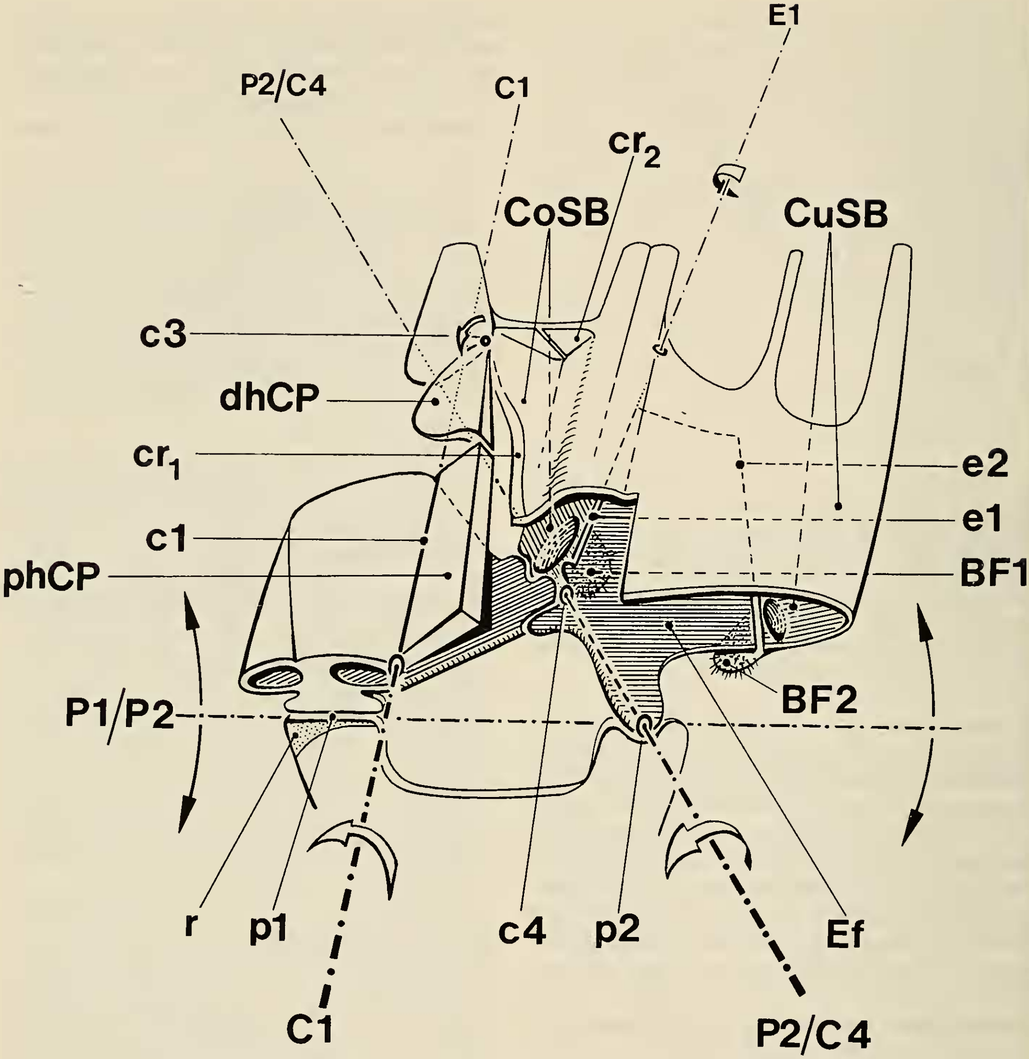


Abb. 7. Schematische Darstellung einiger Teile der Flügelbasis sowie der Drehachsen des Abschlagsdrehbereichs. Blick von medial-dorsal auf die beiden Flügelbasisplatten, die auf der Höhe des Pleurum (und z.T. auch weiter distal) angeschnitten wurden; Membran weggelassen, Sklerite der Flügelunterseite schraffiert. Die phCP wurde ein-wandig (massiv) gezeichnet — sie stellt in Wirklichkeit eine doppelwandige Ausstülpung der Dorsalseite dar, die kaudal in die Membran zwischen CP und RAP übergeht. Nur die Pronation wurde durch Bewegungspfeile (an den Achsen P2/C4, C1, E1 und am Gelenk c3) verdeutlicht; die Pfeile an der Achse P1/P2 (der durch die Gelenke p1 und p2 gebildeten Scharnier-Schlagachse — p1 stellt dabei für sich ein Scharniergelenk dar) symbolisieren den Flügelschlag.

einfachung der Beschreibung, als "Verstellflügel"[1]) bezeichnet werden.

[1]) Der Begriff wurde von Pfau & Honomichl (1979) auch für den bei Pronation bzw. Supination bewegten Teil des Lamellicornier-Flügels verwandt, soll aber, als reine Bezeichnung eines Funktionsteils, keine Homologievorstellung ausdrücken.

Drei Gelenke, die der Verstellflügel zu den (nicht-mitbewegten) Widerlager-Teilen ausbildet, bestimmen zwei Haupt-Drehachsen des Abschlagsdrehbereichs (Abb. 7 und 9a, b): 1) Die Hauptachse C1 zieht durch ein ungefähr in Flügellängsrichtung ausgerichtetes Biegegelenk zwischen der mCP und phCP (c1, Abb. 3

und 7); diese Achse kann (in Annäherung; vgl. S. 50) als eine Scharnierachse aufgefaßt werden. 2) Die Hauptachse P2/C4 wird durch zwei Gelenkpunkte, die zusammen ein Scharniergelenk bilden, bestimmt: durch das pleurale Flügelgelenk p2 zwischen Fulcrum und RAP-Unterseite (Abb. 7; das Gelenk ist gleichzeitig an der Bildung der Auf-Abschlags-Scharnierachse P1/P2 beteiligt — vgl. S. 43f.) und das weiter distal liegende (morphologisch komplizierte) Gelenk c4 zwischen dem ventralen Kaudalfortsatz der mittleren Costalplatte und der Unterseite der RAP (vgl. S. 41; Abb. 3, 7 und 10; zu diesem Gelenk s. auch S. 57ff.). Die beiden Hauptdrehachsen kreuzen sich nach ihrem Austritt aus der Flügelbasis im Raum, ohne sich in einem Punkt zu schneiden.

An der Bewegung des Verstellflügels ist, wie schon dargestellt wurde, proximal nur der hintere Teil der Costalplatte (die hCP) beteiligt, die Radioanalplatte dagegen als Ganzes. Von distal betrachtet spaltet die Flügelfläche demnach bei c3 (dem distalen Gelenk zwischen der CP und RAP bzw. CoSB; vgl. S. 42 und Abb. 3 und 7) nach vorn einen Basisteil (die hCP) ab und geht hinten als Ganzes in die RAP über. Beide Teile bilden weiter proximal die oben beschriebenen Gelenke, die hCP das Gelenk c1 der Flügeloberseite[1]), die RAP das Doppelgelenk p2/c4 der Unterseite. Wird der Verstellflügel um die Längsachse gedreht, so wird er zu gleicher Zeit in beiden basalen Gelenken bewegt; da beides Scharniergelenke mit unterschiedlicher Achsenausrichtung sind, wird er proximal unter Spannung gesetzt und verformt (was weiter distal wiederum zu einer Verwindung der Flügelspreite führt; s. unten).

Die Ursache für die Verspannung der Flügelbasis kann man sich leicht durch ein Experiment verdeutlichen: Trennt man die RAP von der hCP ab (durch einen Schnitt durch das Gelenk c3) und bewegt die hCP für sich (im Gelenk c1) — und anschließend die RAP für sich (im Gelenk p2/c4) — so beschreibt der Punkt c3 jeweils eine unterschiedliche Raumbahn; im einen Fall um die Achse C1, im anderen um P2/C4. Beim intakten Flügel existiert eine solche unabhängige Beweglichkeit der Teile natürlich nicht und der Verstellflügel gerät bei einer Drehbewegung zwangsläufig unter Spannung.

Die aus der Verspannung resultierende Verformung läuft in verschiedenen weiteren Gelenken und gelenkartigen Stellen ab. Abgesehen vom tergalen Gelenk t2 (in dem sich die RAP gegenüber dem Tergum dreht) und weiter distal im Flügel liegenden Gelenken (s. unten), spielen v.a. zwei Gelenkstellen in der Flügelbasis eine wesentliche Rolle: 1) das schon erwähnte Gelenk c3, die Stelle, an der die Flügelfläche das vordere Basiselement hCP "abspaltet"; 2) das Gelenk e1 zwischen Epifulcrum und Costalsektor, ein vertieft liegendes und daher von außen schwer erkennbares Scharniergelenk der RAP-Ventralseite (vgl. S. 42). Die dem Gelenk e1 ungefähr gegenüberliegende Biegezone in der dorsalen Wandung der RAP (vgl. S. 42) wurde hier nicht gesondert benannt, da sie zusammen mit dem Gelenk e1 funktionell als ein Gelenk in der RAP aufgefaßt werden kann; Gelenk und Biegezone bilden gemeinsam das Basisgelenk des CoS, wobei das gut definierte Scharniergelenk e1 für die Bewegungen des CoS maßgeblich ist.

Eine pronatorische Drehbewegung des Flügels im Abschlagsdrehbereich (Abb. 7; Abb. 9a → b) kann jetzt genauer beschrieben werden — sie stellt eine gleichzeitige Bewegung der Flügelbasis in allen vier aufgeführten Gelenken dar: Die hCP wird um C1 nach dorsal gebogen (vgl. auch S. 50); die RAP bewegt sich zugleich um P2/C4, ihr Vorderrand geht nach unten; die RAP wird unter Spannung gesetzt, wobei ihr vorderer Teil, die CoSB, um die Achse E1 abgebogen wird; hCP und RAP werden im Gelenk c3 gegeneinander verdrillt, was äußerlich daran zu erkennen ist, daß sich die vordere Costa-Kante vom Vorderrand der dhCP entfernt (Vergrößerung des durch Costa und dhCP gebildeten Winkels; vgl. Abb. 14 c → a). Der Gelenkpunkt c3 wird auf einer aus allen Bewegungskomponenten resultierenden Bahn bewegt.

Für die Bewegung des Costalsektors ist, wie schon erwähnt wurde, die Ausrichtung der durch das Gelenk e1 festgelegten Costalsektor/Epifulcrum-Scharnierachse E1 bestimmend. Diese Achse steht schräg zum Flügel und verläuft (bei horizontal gestelltem Flügel) von innen-vorn-unten nach außen-hinten-oben. Der Costalsektor (zusammen mit den am Nodus fest angekoppelten distalen Vorderrandadern; vgl. S. 54 und Abb. 8) wird daher bei einer Pronation nach ventral-kaudal, relativ zur in Ruhe bleibenden ("eingespannten") Basis des CuS, bewegt. Diese Bewegung (die geringfügig ist und daher ganz proximal, bei e1, kaum auffällt) führt in der basalen Flügelhälfte dazu, daß die Zwischenräume zwischen den vorderen Längs-

[1]) Die phCP ist eine Vorwölbung der Flügeloberseite.

adern zusammengedrückt und verschmälert werden (wobei Gelenkstellen zwischen den Quer- und Längsadern im Cubitalsektor und an der Grenze zum Costalsektor eine Rolle spielen; vgl. Abb. 8) und bewirkt in diesem Bereich außerdem eine Verwölbung des Flügelprofils nach dorsal. Jenseits des Nodus wird dagegen mehr und mehr die mit dem CoS und den (distalen) Flügelvorderrand-Adern verbundene gesamte Spreite erfaßt und gegenüber dem basalen (stabileren, proximal eingespannten) Bereich des CuS verdreht (Verwindung der Flügelspreite!).

Demnach findet bei einer Pronationsbewegung im Abschlagsdrehbereich eine pronatorische Drehung des ganzen Verstellflügels (um C1 + P2/C4) statt, der eine (ebenfalls pronatorische!) Verwindungsbewegung überlagert ist — der Flügel wird dadurch distal stärker proniert als proximal. "Pronation als Ganzes" und "pronatorische Verwindung" gehen aufgrund des Zusammenspiels aller Gelenke zwangsläufig stets miteinander einher. (Zur aerodynamischen Bedeutung der Verwindung vgl. S. 96f.) Eine "eigentliche Drehachse" des Abschlagsdrehbereichs konnte daher in den Abb. 7 und 9 nicht eingezeichnet werden — sie entspricht weder C1 noch P2/C4, sondern verläuft (als "immaterielle" Achse) zwischen ihnen im Raum. Da die hintere Costalplatte in Wirklichkeit über eine scharnierartige Biegezone (und kein echtes Scharniergelenk, wie hier zunächst vereinfachend beschrieben) mit der mittleren Costalplatte verbunden ist, ist die Achse C1 — und damit auch die im Raum verlaufende "eigentliche Drehachse" des Flügels — darüber hinaus nicht ganz festgelegt (s. Abb. 9a, b). Alle beschriebenen Achsen des Abschlagsdrehbereichs (C1, P2/C4, E1) verändern beim Flügelschlag (also bei der Bewegung des ganzen Flügels um die Schlagachse P1/P2; Abb. 7) ihre Ausrichtung zum Körper. In Bezug auf den Flügel sind sie jedoch entweder als stabil zu betrachten (P2/C4) oder machen eine dem Ablauf der Drehbewegung (nicht dem Flügelschlag-Ablauf!) fest zugeordnete Achsenverstellung durch (C1, E1; vgl. Abb. 9), so daß die Drehbewegungen also in einem vom Antriebssystem ("Motor") mechanisch weitgehend unabhängigen System ablaufen (vgl. unten und S. 91ff.).

Der Abschlagsdrehbereich ist relativ klein; er ist zum pronatorischen Extrem hin (p_{max}, Abb. 6) wohl v.a. durch die (infolge der Verspannung und Verwölbung der Flügelfläche) zunehmend erschwerte Verwindung begrenzt. Dreht man den Flügel von dort (supinatorisch) zurück (Abb. 7, Pfeile jedoch in umgekehrter Richtung; Abb. 9b → a), so erreicht der Drehbereich bei 0° einen Anschlag, und zwar vor allem dadurch, daß die Costa bei c3 von unten auf die dhCP stößt (Abb. 14a → c).

Kräfte. — Die Flügelfläche, die sich nach proximal in die hCP und RAP gewissermaßen "aufspaltet", besitzt mehrere Hebel für pronatorische und supinatorische Muskeln (aktive Kräfte); die distale Flügelfläche selbst bildet den wesentlichen Hebel für die beim Flug angreifenden, die Flügelanstellung von außen beeinflussenden Luftkräfte (passive Kräfte).

Nur ein Muskel, der hintere Coxoalarmuskel hca, greift an einem pronatorischen Hebel, dem nach vorn-proximal über die P2/C4-Achse vorragenden Randteil der RAP an (genauer Ansatz s. S. 39f.; Abb. 2 und 3). Der Muskel wird daher hier als der wesentliche Pronationsmuskel der Auf-Abschlagswende angesehen (vgl. auch S. 97f.; Abb. 6 und 9a, b) — infolge seines Hebelarms zur Schlagachse besitzt er außerdem eine Flügelheber-Funktion (vgl. S. 91f.).

Der 1. Basalarmuskel bas1 kann dagegen (im Gegensatz zu bisherigen Auffassungen) als ein reiner Senker angesehen werden, da er an der mittleren Costalplatte (bei x_1, Abb. 3 und 9a), also außerhalb der Verstellflügels (am Widerlager!) angreift. Die von einigen Autoren postulierte unabhängige Bewegungsmöglichkeit der beiden Flügelbasisplatten CP und RAP um die Schlagachse, die zur Erklärung einer Pronationsfunktion des bas1 herangezogen wurde (vgl. Tabelle 1, S. 112ff.), ist in Wirklichkeit nicht vorhanden: Da die CP an zwei Stellen (dorsal bei c3, ventral bei c4; vgl. auch S. 58) mit der RAP in Kontakt steht, kann sie nicht unabhängig von der RAP um P1/P2 bewegt und der Flügel damit auch nicht (durch eine Abschlagsbewegung der CP) proniert werden. Die CP nimmt die RAP bei einer Schlagbewegung stets einfach mit (wie auch umgekehrt die RAP die CP), ohne sie dabei um eine Längsachse zu kippen. Erst dadurch ist die im Gegensatz zu älteren Anschauungen vorliegende funktionelle Trennung der Flugmotor- und Flügelstell-Mechanik gewährleistet (vgl. auch S. 92f. und S. 112ff.)!

Der 2. Subalarmuskel sub2, der kaudal von P2/C4 an der RAP ansetzt, vermag den Flügel zu supinieren — im Unterschied zum sub3 (vgl.

S. 56) jedoch höchstens bis zur 0°-Anstellung, der Grenze des Abschlagsdrehbereichs zum Aufschlagsdrehbereich (Abb. 9b → a). Damit könnte der sub2 als ein Antagonist des hca angesehen werden. Wahrscheinlich steht der Muskel jedoch beim Abschlag (nach der hca-Kontraktion) einer anderen Kraft antagonistisch gegenüber, so daß seine Funktion nicht (zumindest nicht allein) in einer Einstellung der hca-Kraft zu sehen ist. Beim Abschlag kommen nämlich wesentliche passive Kräfte ins Spiel: In dieser Schlagphase wird die Flügelunterseite von der Luft angeströmt (Abb. 26a). Da die Flügeldrehachse des Abschlagsdrehbereichs vor der Flügelmitte (zwischen C1 und P2/C4; s. S. 50) liegt, und der größere Hebel sich demnach kaudal davon befindet, wird der Flügel beim Abschlag (nach der Pronation durch den hca) wie eine Windfahne passiv pronatorisch weiter gedreht. Der 2. Subalarmuskel kann nun die Flügelanstellung — gegen die pronierenden Luftkräfte — beim Abschlag so verändern, daß der aerodynamische Anstellwinkel vergrößert (der geometrische Anstellwinkel dagegen verkleinert) wird. Der Muskel verhindert damit, daß der Flügel im Extrem tangential und ohne Luftkrafterzeugung angeströmt wird; er bewirkt, über die Vergrößerung des aerodynamischen Anstellwinkels, eine Vergrößerung der erzeugten Luftkraft (vgl. Abb. 26a und S. 93ff.). Da der 2. Subalarmuskel lateral von der Schlagachse an der RAP angreift, wird der Flügel gleichzeitig mit größerer Kraft abgeschlagen (zur Bedeutung dieser Doppelfunktion vgl. auch S. 92ff.).

Auch der 1. Subalarmuskel sub1, ein Hauptantriebsmuskel des Flügelschlags (Ansatz am Epifulcrum bei x_2, Abb. 3 und 9a), besitzt einen supinatorischen Hebelarm zur Drehachse des Abschlagsdrehbereichs; er ist jedoch, verglichen mit dem Hebel des sub2, sehr klein. Da zu erwarten ist, daß bei einer stärkeren Kontraktion des sub1 mit der erhöhten Geschwindigkeit des Flügels auch die Geschwindigkeit der anströmenden Luft vergrößert wird, und die passive Pronation dadurch ebenfalls zunimmt, ist nicht sicher, daß die supinatorische Nebenfunktion des Muskels überhaupt äußerlich in Erscheinung tritt (Abb. 26a). Neville (1960) sprach dem sub1, nach Ausschaltexperimenten, eine Drehwirkung ab; er ging allerdings von einer anderen Flügelmechanik aus und übersah auch die durch die passive Pronation bedingte Täuschungsmöglichkeit (vgl. Tabelle 1, S. 112f., und Anmerkung 15, S. 115). Auf die supinatorische Nebenfunktion des Muskels soll in der Diskussion (S. 92ff.) noch eingegangen werden.

Bei Kontraktion des vorderen Coxoalarmuskels vca wird der nach lateral in den Flügel ragende Fortsatz des Randsklerits (RS), und damit die über eine sehnenartige Zwischenmembran (s. Abb. 1a) mit ihm verbundene hintere Costalplatte, nach unten gezogen. Auch dieser Muskel vermag den Flügel demnach zu supinieren (Abb. 9b → a); da er proximal von der Schlagachse P1/P2 ansetzt, wirkt er gleichzeitig Flügel-aufschlagend. Der Zeitpunkt der vca-Kontraktion kann vorerst nur erschlossen werden: Beim Abschlag eingesetzt, würde der Muskel die Flügelgeschwindigkeit vermindern und den Flügel gleichzeitig supinieren. Diese Funktionskombination erscheint für eine günstige Beeinflussung der Luftkrafterzeugung innerhalb der Abschlagsphase (im Gegensatz zur Abschlags- + Supinationswirkung der sub1 und sub2 — vgl. Diskussion S. 92ff.) nicht geeignet. Der Muskel vermag den Flügel andererseits nur im Abschlagsdrehbereich zu supinieren, nicht dagegen im Aufschlagsdrehbereich. Das macht auch einen Einsatz während des Aufschlags unwahrscheinlich. Da die supinatorische Verwindung des aufschlagenden Flügels (vgl. S. 53ff.) erst dann beginnen kann, wenn die pronatorische Verwindung des abschlagenden Flügels bis zum Anschlag rückgängig gemacht ist, bleibt als möglicher günstiger Wirkungsort das Ende des Abschlags bzw. der Beginn des Aufschlags (der untere Schlagumkehrpunkt)[1]). In diesem Fall bestünde der Vorteil, daß der vca — der (im Gegensatz zum sub2) infolge seines Aufschlag-Hebelarms bis zum Abschlagsende gedehnt wird — im isometrischen Bereich arbeiten könnte; er wäre zu einer besonders effektiven (und wahrscheinlich bis zum Anschlag des Drehbereichs bei 0° reichenden) Supination in der Lage. Je nach Kontraktions-Zeitpunkt und -Dauer würde der Flügel am Abschlagsende abgebremst und supiniert und/oder zu Beginn des Aufschlags supiniert und beschleunigt (Einleitung bzw. Fortführung der Schlagumkehrbewegung). Auf eine mögliche zusätzliche Funktion des Muskels, die mit der hier postulierten

[1]) Auch Beobachtungen von Neville (1960), die allerdings anders interpretiert wurden (vgl. S. 99 f.), deuten auf eine phasische Kontraktion des Muskels am unteren Schlagumkehrpunkt hin.

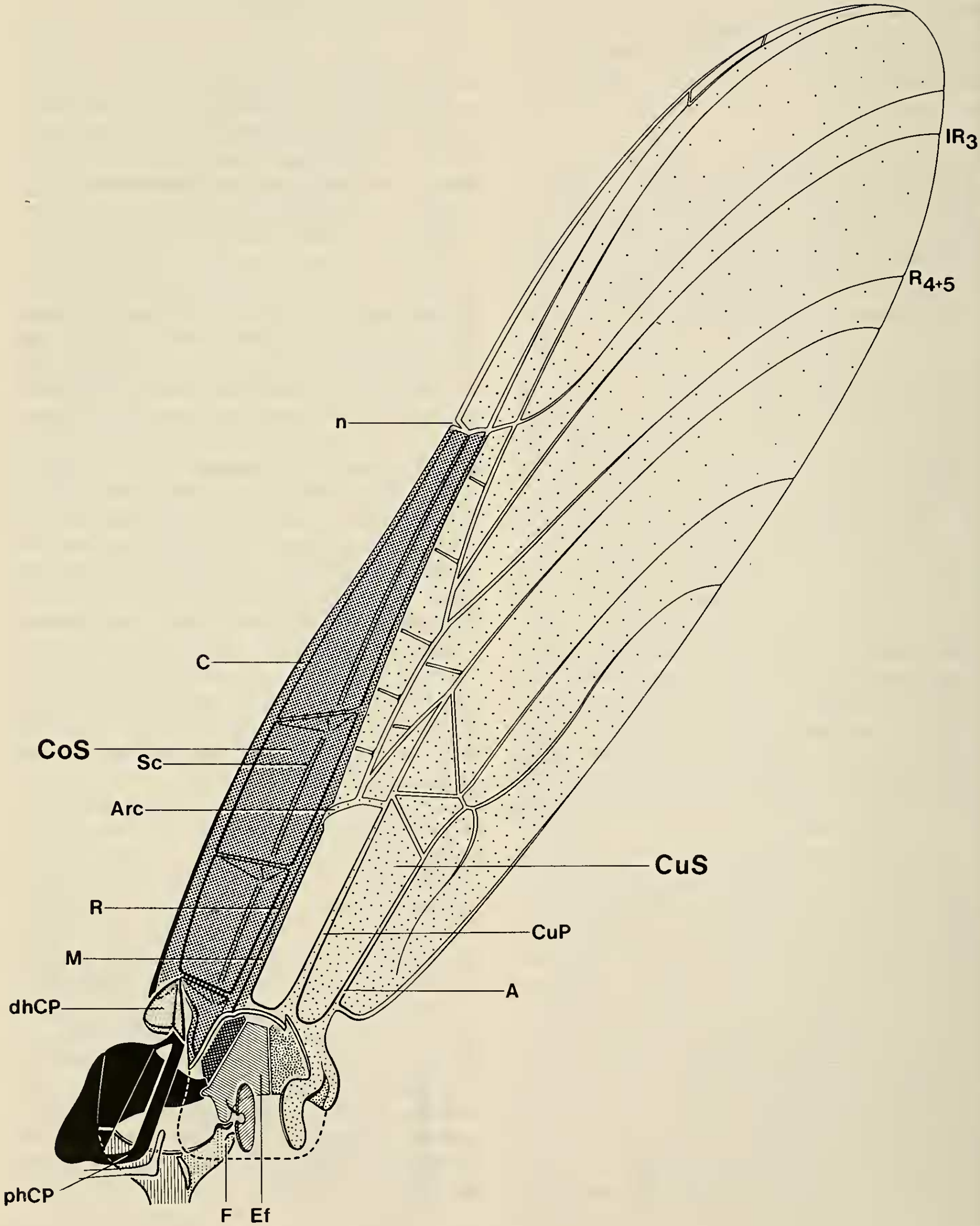


Abb. 8. Funktionelle Gliederung des Odonaten-Flügels (vgl. Abb. 9). Die CP (bis auf die dhCP schwarz) ist im hinteren Bereich (phCP) als "Spangengerüst" (durchsichtig) dargestellt; die RAP wurde dorsal großenteils entfernt, um die Teile der Flügelunterseite und das Pleurum zu zeigen. Die Wandungen der CoS- und CuS-Unterseite (nur proximal sichtbar) wurden jeweils dichter punktiert als die der Oberseiten. IR_3, R_{4+5}, s. S. 110f.

“Kontraktion zwischen Ab- und Aufschlagsphase” in Übereinstimmung steht, soll auf S. 60f. noch eingegangen werden.

Aufschlagsdrehbereich

Mechanik. — Am Ende des Abschlags wird der Flügel supiniert — einerseits passiv (Schlagverlangsamung und dadurch verringerte Luftanströmung), andererseits wahrscheinlich aktiv durch den vca (vgl. oben und S. 98). Der Muskel vca wäre dabei sogar in zweierlei Hinsicht ein Supinator: indirekt durch das Abbremsen des Abschlags (Verringerung der passiven Pronation) und direkt durch die Supinationswirkung im Abschlagsdrehbereich. Der Flügel erreicht jetzt (ebenso wie am Ende des Aufschlags) eine zwischen den Drehbereichen liegende Anstellung (0°, Abb. 6). Während des folgenden Aufschlags kann er von hier aus nur im Aufschlagsdrehbereich, durch eine Bewegung des Cubitalsektors (CuS) relativ zum Costalsektor, supinatorisch weiter gedreht werden (der Abschlagsdrehbereich befindet sich — und bleibt — an seinem Anschlag). Auch diese Bewegung, die aktiv oder passiv bewirkt werden kann (s. unten), führt zu einer Verwindung des Flügels. Im Gegensatz zur (pronatorischen) Verwindung des Abschlagsdrehbereichs, die mit einer Drehung des gesamten Verstellflügels einhergeht, wird der Flügel im Aufschlagsdrehbereich jedoch nur (supinatorisch) verwunden; proximal ist daran allein die Cubitalsektor-Basis (CuSB), der kaudale Teil der RAP, beteiligt.

Die Cubitalsektor-Basis ist ventral mit dem kaudalen Rand des Epifulcrum über das Gelenk e2 (Abb. 7, 10 und 14) — ein Scharniergelenk, das für die Bewegungen im Aufschlagsdrehbereich als bestimmend angesehen werden kann — verbunden. Dorsal geht der Cubitalsektor über mehrere, komplizierte Biegestellen in die RAP über. Wie im Falle des Costalsektors (S. 42, 49) stehen sich also auch hier ein Scharniergelenk (in der ventralen Wandung der RAP) und eine, in diesem Fall komplexe, Biegezone (in der dorsalen Wand der RAP) gegenüber, die funktionell als ein einziges Basisgelenk des Flügelsektors aufgefaßt werden können. Einzelheiten dazu sollen erst auf S. 54f., im Zusammenhang mit der Wirkungsweise des Muskels fa, beschrieben werden.

Die für die Cubitalsektor-Bewegung maßgebliche Scharnierachse E2 (Abb. 9c, d und 15) ist schräg zum Flügel ausgerichtet — beim horizontal gestellten, in Schlagmitte befindlichen Flügel von innen-unten-hinten nach außen-oben-vorn. Der Cubitalsektor wird dementsprechend (bei einer Supination) nach ventral-frontal-distal bewegt.

Distal von einer aderfreien Zwischenzone zwischen den Längsadern R + M und CuP steht der Cubitalsektor vorn über die prägnante Arculus-Querader (Arc, Abb. 3 und 8) mit dem Costalsektor in gelenkiger Verbindung. Die an dieser Stelle vom Radius nach kaudal-distal (als Arculus) abbiegende Media-Ader kann nur in einem kurzen Gelenkgebiet (arc, Abb. 3) gegenüber dem Radius bewegt werden; die Media ist an dieser Stelle verschmälert, sie wird weiter proximal wieder dicker und verschmilzt dabei mit dem Radius zu einer Einheit. Distal vom Media-Radius-Gelenk arc tritt der Cubitalsektor über mehrere Gelenke schwächerer Queradern und schließlich über das Nodus-Gelenk (n, Abb. 8) mit dem Costalsektor in Kontakt.

Die CuS-Bewegung um E2 führt — ebenso wie die Bewegung des CoS im Abschlagsdrehbereich um E1 (s. S. 49f.) — zu einer Verformung des Widerlager-bildenden anderen Sektors. Ausschlaggebend ist dabei, daß die Achse der im Flügel vom Arculus bis zum Nodus aneinandergereihten Gelenke, die als ein einziges Scharniergelenk zwischen Cubitalsektor und Costalsektor aufgefaßt werden können, anders ausgerichtet ist als die proximale Drehachse E2 des Cubitalsektors. Eine Bewegung des Cubitalsektors kann sich so nicht als eine einfache Schwenkbewegung gegenüber dem Costalsektor-Widerlager abspielen — sie führt zwangsläufig auch zu einer Verformung des CoS: Der Costalsektor, der proximal als fest eingespannt betrachtet werden kann (seine supinatorische Bewegungsmöglichkeit um E1 ist mit Erreichen des c3-Gelenkanschlages erschöpft — vgl. S. 50), wird im distalen Bereich nach dorsal abgebogen (die Aderstabilität nimmt nach distal ab). Außerdem wird auch der (gegenüber dem CoS weniger stabile) Cubitalsektor selbst verformt: in dem an den Arculus anschließenden (mittleren) Flügelabschnitt wird das Wellblechprofil zwischen den Längsadern verändert — mit fortschreitender supinatorischer Cubitalsektor-Bewegung werden die Winkel des Wellblechs spitzer, d.h. die Aderzwischenräume werden zusammengepreßt.

Im Aufschlagsdrehbereich kommt es demnach bei einer Verwindung, wie im Abschlagsdrehbereich, zu einer Verengung der auf den Arculus distal folgenden Aderzwischenräume, und auch — durch Verformung des Arculus selbst — zu einer Verkleinerung des Abstandes

zwischen den proximal vom Arculus liegenden Adern R + M und CuP. Die Verwindungsvorgänge der beiden Drehbereiche sind jedoch in mehrerer Hinsicht nicht symmetrisch. Dem Abschlagsdrehbereich liegt nicht nur eine völlig unterschiedliche Mechanik zugrunde (vgl. S. 47ff.), die Verwindung ist in diesem Drehbereich außerdem viel geringfügiger als die (supinatorische) Verwindung im Aufschlagsdrehbereich. Diese Asymmetrie wird durch die unterschiedliche Stabilität (und Form) der beiden Sektoren und durch die nicht-symmetrische Ausrichtung von E1 und E2 verstärkt. Weiterhin spielen einzelne Gelenke entweder nur im einen oder nur im anderen Drehbereich eine Rolle: Arculus- und Nodus-Gelenk werden z.B. nur im Aufschlagsdrehbereich eingesetzt (s. unten); ein Gelenk der kaudalen Spitze des Flügeldreiecks (das bisher noch nicht erwähnt wurde) ermöglicht dagegen die nur im Abschlagsdrehbereich auftretende Wölbung des Flügelprofils (s. S. 50).

Bei der Supination im Aufschlagsdrehbereich wird nach distal ein immer größerer Querschnitt des Flügels erfaßt und schließlich die gesamte Fläche bewegt, wobei v.a. der Gelenkeinschnitt des Nodus dem distalen Flügel-Hauptteil einen Spielraum gegenüber dem CoS gibt. Der geometrische Anstellwinkel (α, Abb. 26b) wird dadurch zur Flügelspitze hin allmählich größer (vgl. Abb. 27; zur aerodynamischen Bedeutung der Verwindung s. S. 96f.).

Die Verwindbarkeit des Flügels im Aufschlagsdrehbereich ist wohl v.a. durch die zunehmende proximale Verspannung der Spreite limitiert. Wird der Flügel vom supinatorischen Extrem (S_{max}) aus pronatorisch zurückgedreht, so endet der Aufschlagsdrehbereich (wie der Abschlagsdrehbereich) bei 0°; in diesem Fall v.a. deshalb, weil der Arculus (bei Planlage der beiden Sektoren) am Radius einen Anschlag erreicht. Auch das Nodus-Gelenk läßt eine Cubitalsektor-Bewegung über 0° hinaus nicht zu: der Spalt in der Vorderrandader schließt sich, wobei auch hier ein Anschlag gebildet ist, der ein erneutes Spalt-Öffnen (bei der nun folgenden pronatorischen Verwindung im Abschlagsdrehbereich) verhindert.

Kräfte. — Auch im Aufschlagsdrehbereich kann der geometrische Anstellwinkel des Flügels — in diesem Fall von der Cubitalsektor-Basis (CuSB) aus — aktiv vergrößert oder verkleinert werden. Drei Muskeln setzen an der Cubitalsektor-Basis an (sub2, sub3, fa; Abb. 3), jedoch können nur zwei davon (sub3, fa) als zum Aufschlagsdrehbereich gehörige Stellmuskeln angesehen werden.

Der Fulcroalarmuskel fa entspringt von einer kurzen Kappensehne, die an der Grenze zwischen Fulcrum und Epifulcrum beweglich aufgehängt ist (Abb. 2, 3 und 8), und zieht, etwa in Körperlängsrichtung, zum kaudalen Ende der RAP. Dort greift der Muskel an der Kutikula der Oberseite der CuSB an. Da die Funktion des fa nur verständlich wird, wenn die skelettmechanischen Verhältnisse parallel dazu genau beschrieben werden, soll das komplizierte dorsale Gelenkgebiet der CuSB im Abschnitt "Kräfte" (und nicht im Abschnitt "Mechanik") behandelt werden.

Die Ansatzfläche des fa stellt ein in die kaudale RAP eingesenktes Gebiet dar, das nach ventral und lateral apodemartig etwas über den Rand der Vertiefung hinaus ins Körperinnere vorragt (Abb. 15). Nach kaudal-dorsal setzt es sich in einem Sklerit fort, der anfangs etwa senkrecht auf der Muskelansatzfläche steht, dann zur Postcubitus- und Analis-Basis hin umbiegt und in diese übergeht. Dieses geschwungene Skleritband, der Cubitalsektor-Hebel (CuSH, Abb. 1a, 3, 8 und 15), verbindet das Ansatzgebiet des Muskels außerdem mit der Unterseite der kaudalen RAP (die weiter vorn das Gelenk e2 zum Epifulcrum ausbildet); die Verbindungsstelle liegt da, wo die Dorsalseite des Flügels an der Basis der Analis in die Ventralseite umschlägt. (Das Flügel-Ligament und die Membranula, die diese Stelle verdecken, wurden in den Abb. 3 und 8 weggelassen.)

Der CuSH grenzt vorn an einen Membranspalt (ms, Abb. 1a, 3 und 15), der proximal von der Stelle ausgeht, wo der CuSH auf das Ansatzgebiet des fa trifft. An dieser Stelle beginnt außerdem eine schmale Zone besonders harter (sich schwarz hervorhebender) Kutikula (z, Abb. 1a, 9c und 15), die sich nach frontal-dorsal-distal erstreckt und an einem in Flügellängsrichtung verlaufenden Falz (f, Abb. 15) gelenkartig endet. Der Falz, der die RAP etwa auf der Höhe des Postcubitus durchzieht, kann als die vordere, dorsale Grenze der CuSB aufgefaßt werden: an dieser Linie "artikuliert" die CuSB (stark vereinfacht ausgedrückt) mit der RAP-Mittenregion, wobei sie v.a. durch die Skleritverstärkung z eine besondere Aufhängung erhält.

Die CuSB wird bei einer supinatorischen Verwindung des Flügels (vgl. S. 53) sowohl ventral (gegenüber dem Epifulcrum) als auch dorsal (gegenüber der vor dem Falz f liegenden

RAP-Mittenregion) bewegt. Auf der Flügelunterseite wird der Winkel zwischen den am Scharniergelenk e2 aneinandergrenzenden Teilen verkleinert; auf der Oberseite wird das Ansatzgebiet des fa nach hinten(-oben) aus der RAP "herausbewegt" und der Muskel dadurch gedehnt (schematisch dargestellt in Abb. 9c → d, 14c → e und 15). Diese Bewegung des Muskelansatzgebietes verläuft sehr genau in der Richtung der Muskelfasern des fa. Die Biegegelenke der dorsalen CuSB übersetzen demnach die Bewegung des Cubitalsektors um die Scharnierachse E2 in eine in der Muskelzugrichtung verlaufende Bewegung des fa-Ansatzes. Beobachtet man den Fulcroalarmuskel (durch kleine Fenster in der Kutikula), so kann man bei supinatorischer Bewegung des Cubitalsektors deutlich die Dehnung des Muskels beobachten. Dabei wird der gesamte Muskel gedehnt (sowohl die dorsalen wie auch die ventralen Faserpartien! Vgl. dagegen Tannert, 1958; Tabelle 1, S. 112f. und Anmerkung 6, S. 114).

Aus dem Beschriebenen ergibt sich, daß der fa bei seiner Kontraktion der Supinationsbewegung des Cubitalsektors entgegenwirkt — er ist demnach ein Pronator des Aufschlagsdrehbereichs.

Beim Aufschlag wird die Flügeloberseite angeströmt. Da die maßgebliche Drehachse E2 der Cubitalsektorbewegung den Flügel so durchschneidet, daß der größte Teil seiner Fläche sich kaudal von E2 befindet, wird der Flügel beim Aufschlag passiv supinatorisch, zur Richtung der anströmenden Luft hin, gedreht. Die passiven Kräfte wirken also entsprechend wie beim Abschlag, in diesem Fall jedoch nicht pronierend, sondern supinierend (vgl. S. 51). Der aerodynamische Anstellwinkel kann demnach beim Aufschlag durch einen pronatorischen Muskel vergrößert werden (vgl. Abb. 26b) — dafür kommt allein der fa, der einzige Pronator des Aufschlagsdrehbereichs, in Betracht (zur aerodynamischen Bedeutung des fa vgl. S. 95f.).

Der Cubitalsektor-Hebel CuSH ist als das wesentliche kraftübertragende Element zwischen dem Muskel fa und dem distalen Cubitalsektor zu betrachten. Er ist selbst biegbar und so funktionell weniger mit einem Hebel als mit einem flexiblen Kupplungsstück zu vergleichen. Je nach der Größe der Zugkräfte von distal (Luft) und proximal (fa) wird das geschwungene CuSH-Band verschieden stark abgeflacht ("in die Länge gezogen"), wobei der vor dem Skleritband liegende Membranspalt (ms) den für die verschiedenen Biegungszustände notwendigen Spielraum gibt. Für die Bewegung des CuSH sind aber noch weitere Strukturen in der dorsalen RAP, die hier nur kurz erwähnt werden können, wesentlich. So ist die RAP z.B. kaudal vom Gelenk t2 membranös eingeschnitten. Dieser Spalt, der sich parallel zum medialen Rand der RAP erstreckt (Abb. 1a), spielt bei der Verformung der kaudalen RAP durch den fa eine wesentliche Rolle und hält sie außerdem anscheinend von der Stelle t2 fern: Die Kraft des fa wirkt von kaudal auf den Membranspalt, wodurch der RAP-Rand nach medial bewegt (abgespreizt) wird. Dadurch wird der Schub auf das tergale Flügelgelenk t2 und den Tergalzapfen TZ verringert (die Bewegung des Randes nach medial wird ihrerseits in den Gelenken des Sklerits G2 "abgefangen"). Weitere strukturelle Besonderheiten der RAP sollen auf S. 62ff. beschrieben werden.

Das vordere Apodem des fa ist genau am pleuralen Hauptgelenk p2 des Flügels aufgehängt (Abb. 3). Dadurch befindet sich der Muskelursprung, bezogen auf den Auf- und Abschlag des Flügels, in einer neutralen Lage, d.h., die Flügelschlagbewegung beeinflußt den Muskel an dieser Stelle nicht, der Muskel seinerseits nicht die Schlagbewegung. Anders verhält es sich mit der von der P1/P2-Achse weiter entfernt liegenden kaudalen Muskelansatzstelle; sie macht die Auf- und Abschlagsbewegungen mit. Da der Muskelursprung jedoch über ein membranöses Sehnenstück am Fulcrum befestigt ist und so eine vielseitig bewegliche Aufhängung besitzt (die auch um die Achse P1/P2 drehbar ist — die Sehne wird dabei tordiert), führt der Flügelschlag zu keiner Torsion des Muskels: der fa wird als Ganzes zusammen mit der RAP um P1/P2 bewegt und ist damit funktionell als flügelinterner Muskel zu betrachten. Er könnte sich theoretisch zu jedem Zeitpunkt des Flügelschlags kontrahieren. Beim Abschlag ist der Flügel jedoch proniert angestellt und wird außerdem so angeströmt, daß sich der Cubitalsektor auf jeden Fall an seinem pronatorischen Anschlag befindet (s. S. 51, 54). Der fa wird in dieser Phase nicht gedehnt (belastet) oder gestaucht (entlastet), da er bei einer Veränderung der Flügelanstellung im Abschlagsdrehbereich zusammen mit der RAP bewegt wird, und der CuS dabei an seinem Anschlag bleibt. Nur die zur supinatorischen Verwindung des Flügels (und Abbiegung des CuS) führenden Kräfte bewirken eine Dehnung des Muskels, dessen Funktion so auf den Aufschlagsdrehbereich ein-

geengt werden kann. In diesem Bereich kann der fa den Cubitalsektor selbst bei maximaler Kontraktion (und fehlenden Gegenkräften) höchstens bis zu seinem pronatorischen Anschlag (0°-Anstellung, vgl. S. 46f., 54) bewegen — der Muskel ist wirkungslos, wenn der CuS durch andere Kräfte an seinem Anschlag gehalten wird. Er könnte also auch tonisch sein (vgl. aber S. 44) und wäre dennoch nur beim Aufschlag wirksam.

Der 3. Subalarmuskel sub3 (Abb. 2 und 3) greift kaudal (wenig vor dem sub2) an der Unterseite der Cubitalsektor-Basis an und zieht nach ventral-lateral-kaudal. Der Muskel ist relativ schwach und kurz und enthält in seiner dorsalen Ansatzsehne ein längliches Stück Resilin. Da eine phasische Kontraktion des wenig lateral von der Schlagachse P1/P2 ansetzenden Muskels beim Abschlag nur von sehr geringer Wirkung sein dürfte, ist von vornherein anzunehmen, daß der sub3 tonisch aktiv ist (vgl. z.B. Hatch, 1966; auch eigene elektrische Reizversuche — s. S. 44 — sprechen dafür). Seine Kraftwirkung fällt dann aber (abgesehen von einer anfänglichen Federwirkung des Resilinstücks) nicht in die Abschlagsphase (wie Neville u.a. annimmt; vgl. Anmerkung 19, S. 116), sondern in die Aufschlagsphase: beim Abschlag wird der Muskel (wie eine Zugfeder) gestaucht und entlastet, beim Aufschlag dagegen belastet. Der sub3 würde demnach (ähnlich wie der bas2, vgl. S. 45) v.a. die Aufschlagsgeschwindigkeit des Flügels vermindern. Da er auch einen Hebelarm zur Cubitalsektor-Drehachse E2 besitzt[1]), supiniert er den Flügel gleichzeitig (auf diese Doppelfunktion soll in der Diskussion noch eingegangen werden — s. S. 95f; zur weiterhin möglichen Beteiligung des Muskels an der unteren Flügel-Wendepunktsdrehung s. S. 98). Möglicherweise ist die 2-fache Wirkung des Muskels z.B. bei sitzenden Libelluliden direkt zu beobachten: sie ziehen die Flügel, v.a. bei Annäherung eines Feindes, nach unten-vorn (manchmal mit wenigen, ruckartigen Bewegungen) und verwinden sie dabei stark supinatorisch. Die erste Schlagphase, ein Aufschlag, der die Libelle v.a. nach vorn treibt, wäre damit "vorbereitet" (zur Vortriebswirkung des Aufschlags vgl. S. 96).

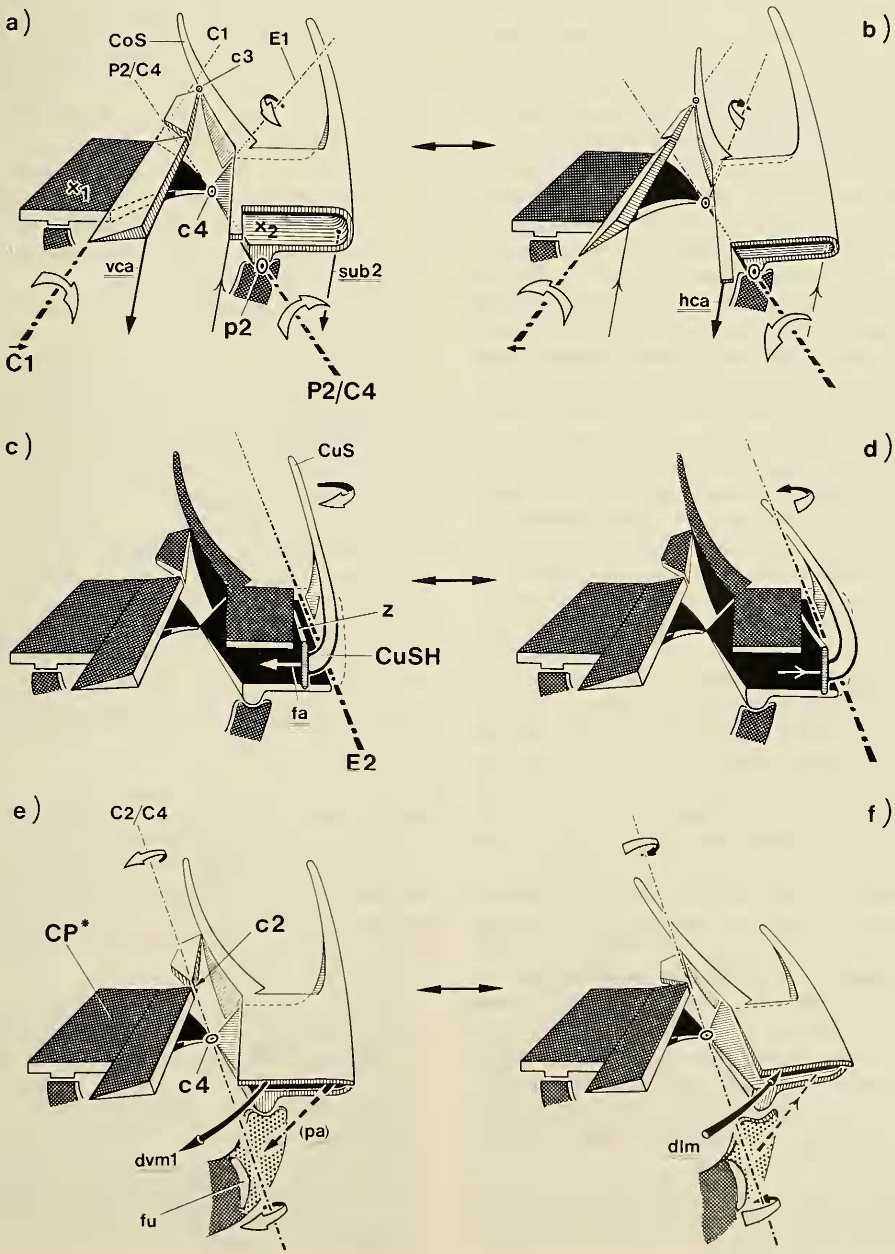
Der 2. Subalarmuskel sub2 wurde schon auf S. 50f. besprochen und als der wesentliche Muskel zur Vergrößerung des aerodynamischen Anstellwinkels beim Abschlag interpretiert. Dieser Muskel setzt zwar wie der sub3 auch am Cubitalsektor an (Abb. 3), da seine Zugrichtung jedoch praktisch mit der Ausrichtung des Cubitalsektor-Epifulcrum-Gelenkes e2 zusammenfällt, bewegt er die RAP supinatorisch als Ganzes (was nur im Abschlagsdrehbereich möglich ist!). Er würde demnach — falls er beim Aufschlag kontrahiert würde — keine Supinationsbewegung des Cubitalsektors (relativ zum CoS) bewirken, sondern nur der Aufschlagsbewegung entgegenarbeiten.

[1]) Dieser Hebelarm ist im Metathorax der Anisopteren sehr klein — möglicherweise ein sekundärer Zustand, der im Zusammenhang mit der besonderen Spezialisierung des Segments in dieser Gruppe steht (vgl. S. 61f., 95 f., 101, 110).

Abb. 9. Prinzipschemata der Flügelstellbewegungen. Die Teile wurden zu Platten (CP und RAP) und Gestängen (CoS, CuS) vereinfacht; die distalen Verbindungen der Flügelsektoren wurden weggelassen. Die RAP ist in den einzelnen Bildpaaren dorsal-proximal auf verschiedener Höhe angeschnitten; die CP zeigt im vorderen Bereich (vCP, mCP) einen Anschnitt auf der Höhe des Pleurum und wurde nur kaudal (phCP) in ganzer Ausdehnung (nach proximal vorragend) gezeichnet. Widerlagerbildende (bei den Bewegungen ortsfeste) Teile dunkel (Flügeloberseite) oder schwarz (Unterseite), ihre Anschnitte und Kanten weiß gekennzeichnet; bewegte Teile weiß (Flügeloberseite) oder schraffiert (Unterseite, Anschnitte und Kanten). Muskelbezeichnungen nur für kontrahierte Muskeln eingetragen. a → b Pronation im Abschlagsdrehbereich (b → a Supination). Die kleinen Pfeile an der Achse C1 (die vereinfachend als Scharnierachse angesehen wird) deuten eine (geringe) Verstellung dieser Drehachse an (s. S. 50). Die "eigentliche" Drehachse liegt zwischen C1 und P2/C4 (s. S. 50). Der bei x_2 in (a) kaudal von der Achse P2/C4 (und lateral von der Schlagachse) angreifende sub1 wurde nicht eingezeichnet (der bas1 greift bei x_1, am Widerlager, an). Die dem vorderen Epifulcrum-Gelenk e1 (→ Achse E1) gegenüberliegende Gelenkzone in der RAP-Dorsalseite (vgl. S. 42) wurde stark vereinfacht als Gelenkeinschnitt dargestellt. c → d Supination im Aufschlagsdrehbereich (d → c Pronation). Der sub3 wurde nicht eingezeichnet (er ist in d kontrahiert bzw. — bei passiver Supination — gestaucht). e → f Vorschwingen des Vorderflügels — der Flügel sei weitgehend abgeschlagen (f → e Zurückschwingen). Zur Wirkung des dlm, dvm1 und pa s. S. 60f. (pa nur bei Zygopteren und *Epiophlebia*); zur Drehung der RAP im p2-Resilingelenk und Auslenkung von RAP+Fulcrum im Gelenk fu vgl. S. 58f.

VERÄNDERUNG DER FLÜGELSCHLAGBAHN — "VOR- UND ZURÜCKSCHWINGEN" DES FLÜGELS

Diese Bewegungsmöglichkeit des Flügels ist bei Anisopteren nur im Vorderflügel-Segment entwickelt, im Metathorax dagegen reduziert. Daß ein Vor-Zurückschwing-Mechanismus bei Libellen ursprünglich in beiden Segmenten vorhanden war (allerdings im Metathorax mit einer abweichenden tergalen Mechanik und einem "konträren" Muskelantagonismus; s. S. 61f.), ergibt sich aus dem Vergleich mit Zygopteren und Anisozygopteren; auf diese Gruppen kann hier jedoch nur kurz eingegangen werden.



Mechanik. — Hier soll zunächst nur der Mechanismus des Flügelvorschwingens beschrieben werden. Auf den Rückschwing-Vorgang (der sich, durch Umkehrung, daraus leicht ergibt) wird im Zusammenhang mit den Kräften (s. weiter unten) eingegangen.

Bei der Vorschwingbewegung bildet die Tergalbrücke (Tb, Abb. 1a) zusammen mit der mittleren Tergalregion T und den beiden Flügeln (genauer den Flügeln ohne CP*[1])) eine Bewegungskette. Sie beginnt bei der Tergalbrücke, die in ihren lateralen Gelenken t1 gegenüber den CP* nach hinten geschwenkt wird (Abb. 1b, c; Bewegung um die quer zum Tier stehende Scharnierachse T1/T1). Dadurch wird die Tergalregion T nach kaudal verschoben, die beiden über die Gelenke t2 mit den Flügeln in Verbindung stehenden Tergalzapfen (TZ) werden kaudad-dorsad gedrückt und bewegen gleichzeitig beide Flügel. Dabei spielt (jetzt für den einzelnen Flügel betrachtet) v.a. ein innerhalb des Flügels liegendes, aus zwei Gelenken zusammengesetztes Scharniergelenk c2/c4 (s. unten) eine wesentliche Rolle. Ein Flügel kann nämlich erst dann nach vorn schwingen, wenn die durch die beiden Gelenke c2 und c4 laufende Drehachse C2/C4 überhaupt "gebildet" ist und auch in einer bestimmten Ausrichtung zum Körper steht; da dies nur in einem kurzen, unteren Abschnitt des Flügelschlags der Fall ist, ist der Mechanismus in den übrigen Phasenabschnitten erschwert bis gesperrt.

Die erste Voraussetzung ergibt sich aus der Lage und Struktur der beiden Gelenke c2 und c4: c2 liegt vorn in der Flügeloberseite zwischen der phCP und der dhCP (Abb. 1a und 3); c4 ist das schon bei der Besprechung des Abschlagsdrehbereichs erwähnte Gelenk in der Unterseite des Flügels zwischen der CP (mCP) und der RAP (Abb. 3, 7 und 10). Da c2 für sich ein Scharniergelenk darstellt, das bei Flügeldrehbewegungen im Abschlagsdrehbereich zusammen mit der hCP bewegt wird (wodurch sich die Ausrichtung der Achse C2 verändert), ist das zusammengesetzte Scharniergelenk c2/c4 (und damit die wesentliche Achse C2/C4 der Vorschwingbewegung) erst dann "funktionsfähig" wenn C2 auf c4 zielt. Dies ist der Fall, wenn sich der Flügel in einer bestimmten Anstellung, nämlich am supinatorischen Anschlag des Abschlagsdrehbereichs, befindet (dagegen steht die Achse C2 z.B. bei einem extrem proniert angestellten Flügel, bei dem die hCP stark nach dorsal gebogen ist, fast parallel zur Flügelfläche, und die Vorschwingbewegung ist in diesem Fall gesperrt; vgl. Abb. 9b, 14a und S. 47ff.)[2]). Das Gelenk c4, das sowohl im Abschlagsdrehbereich (bei der Bewegung des Flügels in den Gelenken p2/c4 und c1) als auch bei der Vorschwing-Bewegung (um C2/C4) eine Rolle spielt, ist seiner Struktur nach beiden Funktionen angepaßt (Abb. 10): die RAP greift (an der Stelle, wo das Epifulcrum-Gelenk e1 proximal beginnt) mit Fortsätzen so in die ventrale mCP ein, daß Bewegungen um beide Drehachsen möglich sind; sie ist andererseits an dieser Stelle mit der CP so "verzahnt", daß sich CP und RAP bei den Schlagbewegungen wechselseitig "mitnehmen" (vgl. S. 50).

Die zweite Voraussetzung folgt aus der sich im Verlauf des Flügelschlags relativ zum Körper verändernden Ausrichtung der Achse C2/C4. Diese steht beim aufgeschlagenen Flügel etwa in einer Sagittalebene (nahezu senkrecht, nach vorn geneigt), wird gegen Ende des Abschlags dagegen durch eine Horizontalebene bewegt. Während die Vorschwing-Bewegung beim aufgeschlagenen Flügel gesperrt ist — sie würde zu einer Bewegung des kaudalen RAP-Randes nach lateral führen, was jedoch infolge des seitwärts nicht dehnbaren hinteren Tergalbereichs nicht möglich ist[3]) — wird sie im Verlauf des Abschlags, jenseits der Schlagmitte, allmählich "freigegeben". Die Achse C2/C4 wird dabei anscheinend mehr und mehr "entsprechend einer im Gelenk t2 bestehenden RAP-Bewegungsmöglichkeit relativ zum Tergum" ausgerichtet. Eine Vorschwingbewegung wäre jedoch dennoch nicht durchführbar, wenn nicht auch eine Bewegung gegenüber dem Pleurum stattfinden könnte; die Achse C2/C4 verläuft ja medial nicht durch das Gelenk p2 hindurch, sondern wenig vor ihm vorbei (Abb. 9). Diese Relativbewegung der RAP wird wohl weitgehend

[1]) Unter der CP* wird der proximale Teil der CP (vCP + mCP + phCP), also die CP ohne dhCP, verstanden (s. Abb. 1b).

[2]) Somit kann eine Bewegung der dhCP im proximalen Gelenk c2 erst dann stattfinden, wenn im distalen Gelenk c3 der 0°-Anschlag erreicht ist (vgl. S. 50). Die nach Tannert (1958, l.c. Abb. 29) bestehende "unabhängige Wirkungsweise" der beiden Gelenke c2 und c3 trifft also nicht zu.

[3]) Erst wenn man den kaudal von t2 befindlichen Rand der RAP vom Tergum vollständig abtrennt, ist die Bewegung um C2/C4 auch im oberen Schlagbereich möglich.

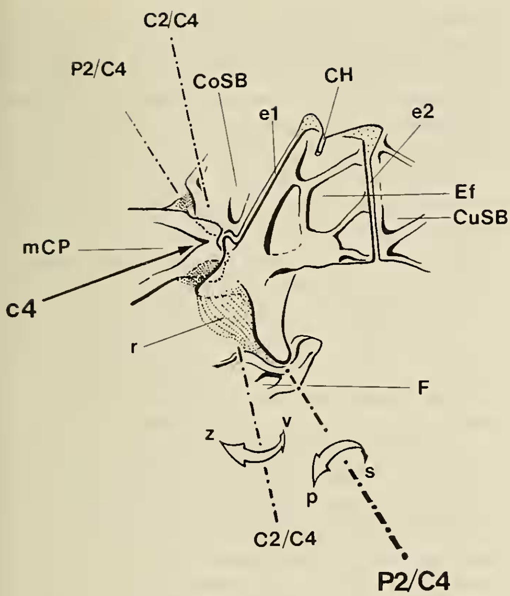


Abb. 10. Das Gelenk c4 (Innenansicht — rechter Vorderflügel von *Aeshna cyanea*). Apodem des fa weggelassen. Punktiert: Membranverbindungen und Resilin (r); das Resilinpolster ist im Vorderflügel besonders groß und spielt dort auch beim Flügelvor-und -zurückschwingen eine Rolle (vgl. unten). Das Gelenk c4, das zwischen der ventralen mCP und der RAP liegt, gestattet Pronations-Supinationsbewegungen im Abschlagsdrehbereich (p, s; Achse P2/C4) und Vor-Zurückschwing-Bewegungen (v,z; Achse C2/C4); beim Flügelschlag sind RAP und (m)CP (durch die "Verzahnung" der Teile bei c4 — und durch ein weiteres Gelenk, c3) eng aneinander gekoppelt. CH: ventraler Ansatzstift des Chordotonalorgans.

durch das Resilinpolster des Gelenkes p2 selbst ermöglicht (Verlagerung und Drehung des Epifulcrum-Zapfens gegenüber dem Fulcrum), führt aber außerdem anscheinend — in einem an der Gabelungsstelle der Pleuralleiste liegenden, ventralen Gelenk des Fulcrum (fu, Abb. 9e) — zu einer Seitwärts-Auslenkung des ganzen Fulcrum. (Wahrscheinlich ist das Gelenk fu, das für eine federnde Auflage des Flügels sorgt, außerdem auch beim Flügelschlag von Bedeutung.)

Die durch die Gelenke c2 und c4 verlaufende Drehachse C2/C4 steht schräg zum Flügel. Sie ist (beim horizontal gestellten Flügel) von unten-innen-hinten nach oben-außen-vorn ausgerichtet (Abb. 1b). Die relativ zur CP* stattfindende "Vorschwing"-Bewegung ist dementsprechend kompliziert: die Flügelspitze bewegt sich zunächst v.a. nach vorn-unten und dann — da die flügelinterne Achse C2/C4 zusammen mit dem gleichzeitig weiter abschlagenden Flügel weiterbewegt wird und so ihre Ausrichtung verändert — nach medial-dorsal (Abb. 28, 29), wobei gleichzeitig auch eine Art "Supination" stattfindet. Diese letztgenannten Bewegungen sind jedoch als Komponenten der Vorschwing-Bewegung anzusehen und dürfen nicht mit den auf S. 46ff. und 43 ff. beschriebenen Drehbewegungen um die Längsachse oder mit der Schlagbewegung des Flügels (beide geschehen ja um andere, eigene Achsen) verwechselt werden. Man könnte die Vorschwing-Bewegung aufgrund ihrer supinatorischen Komponente (die am kaudalen Senken der RAP in der Abb. 1b und 9f zu erkennen ist) auch als eine Art "Fortsetzung" der Supination des Abschlagsdrehbereichs mit anderer Mechanik (und Muskulatur) bezeichnen: sie beginnt erst dann, wenn sich der Abschlagsdrehbereich an seinem Anschlag befindet (s.S. 50 und weiter oben).

In der Bewegungskette Tb-T-RAP wird eine Schwenkbewegung der Tergalbrücke (um die Querachse T1/T1) und Schubbewegung des Tergum in eine Flügelbewegung (um die schräg zu T1/T1 stehende Achse C2/C4) "umgesetzt". Dies ist nur möglich, wenn noch weitere Gelenke und Biegestellen mitwirken. So spielt z.B. ein Gelenk zwischen der Tergalbrücke und der mittleren Tergalregion T (g, Abb. 1b, c) eine wichtige Rolle. Außerdem ist der Tergalzapfen TZ gegenüber T biegbar — er wird in einem Gelenkeinschnitt seiner Basis tordiert (der Gelenkeinschnitt wird während des Schubvorganges verengt). Schließlich wird eine Bewegung des Tergum nach kaudal, relativ zur CP*, v.a. dadurch ermöglicht, daß die Tergum-Mittenregion T gegenüber den tergalen Seitenbereichen in der Tierlängsrichtung verschiebbar ist (s. auch weiter unten): die Bewegung läuft proximal an der CP* entlang, "umgeht" sie gewissermaßen. Da das Gelenk p1 der CP* ein in der Tierlängsrichtung verlaufendes Scharniergelenk darstellt (vgl. z.B. Abb. 7), ist andererseits distal dafür gesorgt, daß die CP* das für eine effektive Vorschwingbewegung notwendige stabile Widerlager bildet; die Bewegung wird dadurch von dem die Costalplatte betreffenden Teil des Flügelantriebs unabhängig.

Wie auf S. 37ff. schon beschrieben wurde, geht das Tergum T seitlich in die Apodem-Einstülpung des indirekten Hebers dvm1 über und grenzt dann weiter lateral (unter Vermitt-

lung der Sklerite vTS, hTS und RS) an die Costalplatte. Verschiedene Gelenke dieses Tergum-Seitenbereichs (der sich kaudad weiter bis zum TZ erstreckt) spielen bei der Schubbewegung von T eine Rolle: 1) ein Resilingelenk zwischen der Tergalbrücke und dem Sklerit vTS (s. Abb. 1a, ohne nähere Bezeichnung), 2) der Gelenkspalt zwischen vTS und hTS, 3) der Gelenkeinschnitt zwischen vTS und RS und 4) eine Membranzone zwischen der medialen Wandung des dvm1-Apodems und T (m, Abb. 1a) — kaudal geht die Wand des Apodems allerdings sklerotisiert in den Tergalzapfen über, so daß der untere Teil der Medialwand des dvm1-Apodems zusammen mit dem TZ bewegt wird und dabei durch die Membran m gegenüber T einen Bewegungsspielraum erhält (dies erscheint notwendig, wenn man die oben erwähnte Torsion des TZ bedenkt; s. dazu auch unten). Da die Zugwirkung von kaudal auf den hTS (t2-Bewegung) stärker ist als die Schubwirkung von proximal auf den vTS (Tb-Bewegung), wird der Winkel zwischen vTS und hTS beim Flügelvorschwingen stumpfer — der Tergum-Seitenbereich wird also gestreckt. Die Tergalbrücken-Bewegung wirkt sich dadurch auch nach seitlich auf den Randsklerit aus, bleibt aber anscheinend ohne mechanische Auswirkung auf die CP* selbst, da die (geringe) Bewegung des vTS nach lateral weitgehend in den Gelenken des RS abgefangen wird (der RS kann zwar im Gelenk t1 eine Bewegung nach lateral durchführen, sein distal in den Flügel reichender Fortsatz — an dem der vca ansetzt — gleitet dabei aber lediglich, in einer Führung der Unterseite der phCP, an der CP entlang).

Beim Flügel-Vorschwingen wird also nur die dhCP (der distale Teil der CP) zusammen mit der RAP und dem Flügel bewegt, der Rest der CP stellt das Widerlager dar und bleibt in Ruhe. Im Verlauf des Vorschwingens wird der proximale Membranspalt zwischen CP und RAP vergrößert, der vor dem Gelenk c2 (zwischen der dhCP und CP*) befindliche Gelenkspalt dagegen verengt (vgl. Abb. 1a → b; 9e → f). Schließlich schlägt der proximale Rand der dhCP an der phCP an und begrenzt den Bewegungsspielraum.

Kräfte. — Der dorsale Längsmuskel dlm ist der einzige Muskel (im Mesothorax), der den Flügel um die Drehachse C2/C4 nach vorn zu schwingen vermag (Abb. 1; 9e, f). Der Mechanismus ist jedoch (wie schon beschrieben wurde) nur in einem kurzen, unteren Abschnitt des Flügelschlags (Ende Abschlag, Beginn Aufschlag) "freigegeben"; da dem dlm am Anfang der Aufschlagsphase ein erheblich kräftigerer Muskel (der dvm1, s. unten) antagonistisch gegenübersteht, läßt sich der Zeitpunkt der dlm-Kontraktion auf das Abschlagsende einengen.

Das dorsale Apodem des indirekten Hebers dvm1 ist zwar einerseits (bedingt durch Gelenkspalte und ein Membrangebiet, s. weiter oben) gegenüber der Tergalregion T und gegenüber der CP* beweglich, andererseits jedoch kaudal fest mit dem Tergalzapfen TZ verbunden. Das dvm1-Apodem wird daher, wenn der Flügel am Ende des Abschlags nach vorn schwingt, aufgrund der Bewegung des TZ kaudal angehoben und damit insgesamt schräg gestellt: dabei wird der dvm1, v.a. im kaudalen Bereich, gedehnt. Setzt nun der Flügelaufschlag ein, so wirkt der dvm1 so lange zusätzlich als Rückschwingmuskel des Flügels, bis das Apodem wieder seine ursprüngliche Ausrichtung erreicht hat. Dies ist spätestens dann der Fall, wenn die zwischen phCP und dhCP befindliche Membran des c2-Gelenks straff gespannt ist und kein weiteres Rückschwingen mehr zuläßt. Von da an verteilt der dvm1 seine Kraft (nur noch flügelhebend) gleichmäßig auf die CP und RAP. Der dvm1 (zumindest sein kaudaler Abschnitt[1])) ist somit am Aufschlagsbeginn als Antagonist des dlm flügelrückschwingend wirksam — ein Vorschwingen ist während des Flügelaufschlags nicht möglich. (Im Falle einer tonischen dlm-Kontraktion müßte ein Teil der dvm1-Kraft zu Beginn des Aufschlags gegen den dlm aufgebracht werden und ginge damit dem Aufschlag verloren; vgl. dazu auch S. 44, 100f.)

Ein effizientes Flügelvorschwingen (und vollständiges Ausnützen des Vorschwing-Bewegungsspielraums im unteren Abschnitt der Abschlagsphase) erscheint v.a. dann möglich, wenn schon vor der Kontraktion des dlm Kräfte wirksam werden, die den Flügel supinatorisch bis zum Anschlag drehen und dann weiter auch am supinatorischen Anschlag halten (vgl. die "erste Voraussetzung", S. 58; s. auch Abb. 26e: Anströmung der Flügelunterseite während

[1]) Eine morphologische Unterteilung des dvm1 in eine vordere und hintere Portion (die diesem funktionellen Unterschied entspricht) konnte nicht gefunden werden: Der Muskel ist äußerlich einheitlich — die dorsale Tracheen-Einmündung teilt das Apodem und den Muskel nur scheinbar (vgl. auch S. 114f., Anmerkung 9).

des Vorschwingens!). Als ein in dieser Weise nützlicher "Hilfsmuskel" des dlm könnte etwa der vca eingesetzt werden, der als Supinator des unteren Schlagumkehrpunktes interpretiert wurde (vgl. S. 51). Der Muskel ist aber wahrscheinlich noch in einer weiteren Hinsicht für eine Unterstützung und Steigerung der dlm-Funktion geeignet: Da er einen Hebelarm zur Auf-Abschlagsachse P1/P2 besitzt, bremst er den Flügelabschlag gleichzeitig; dadurch kann die Vorschwingbewegung ihrerseits stärker zur Auswirkung kommen (vgl. Abb. 28a, b; zur möglichen aerodynamischen Bedeutung der Vorschwingbewegung s. S. 100).

Da die Achse T1/T1 in einer senkrecht zur Körperlängsachse stehenden Vertikalebene festliegt (d.h.: die Gelenke t1 sind weder nach vorn noch nach hinten relativ zueinander versetzbar), wird der Schub der Tergalbrücke stets auf die Radioanalplatten beider Körperseiten aufgeteilt; beide dlm wirken jeweils sowohl auf den rechten als auch linken Flügel. Es ist somit gleichgültig, ob nur ein Muskel sich stark kontrahiert oder ob beide Muskeln halb so stark arbeiten — die Muskeln der beiden Körperseiten sind als vollkommen funktionsgleich anzusehen. Ihre Auswirkung am Flügel wird jedoch von anderen Kräften mitbestimmt und kann demnach unilateral beeinflußt werden (z.B. durch den vca, s. oben; außerdem — bei Zygopteren und *Epiophlebia* — durch den pa, s. unten). Schlagasymmetrien, die zu einer Kippung der Tb um die Körperlängsachse führen, könnten außerdem eine (geringe) Rolle spielen (vgl. auch S. 46). Schließlich ist noch eine direkte Beeinflussung der mesothorakalen dlm durch das metathorakale Tergum zu bedenken, da die beiden Muskeln kaudal-lateral von der Vorderrandleiste (Antecosta) des Metathorax (ac_{III}, Abb. 1) entspringen und der Tergum-Vorderrand des Metathorax beim Flug mit dem Schlag der Hinterflügel auf- und abbewegt wird (dies wurde in der Abb. 1c angedeutet). Da die dlm jedoch kaudad auseinanderspreizen (sie greifen geradezu "so weit wie möglich" lateral an seitlichen Vorsprüngen der Antecosta an[1])), dürften sich Phasenunterschiede der Vorder- und Hinterflügel nur geringfügig (über Dehnung oder Stauchung der Muskeln) direkt auf die Vorschwingbewegung auswirken. Eine stärkere indirekte Beeinflussung über das Postnotum erscheint mir dagegen möglich.

Nur die Zygoptera und die Anisozygoptera (Gattung *Epiophlebia*) besitzen im Mesothorax (vom Muskel dvm1, der den Flügel zu Beginn des Aufschlags auf jeden Fall in die Grundschlagbahnebene zurückschwingt, abgesehen) einen direkten Antagonisten des dlm, den Pleuroalarmuskel pa (Abb. 2; 9e, f)[2]). Dieser Muskel könnte z.B. für eine unilaterale Einstellung der dlm-Kraftwirkung wesentlich sein. Er könnte darüber hinaus (v.a. wenn der dlm nicht kontrahiert wird) auch für die Erzeugung besonders steiler Flügelschläge eingesetzt werden und würde den Schlagbahn-Spielraum zu besonders großen Winkeln hin erweitern (Abb. 28c). Darauf (und auf die mögliche aerodynamische Bedeutung des dlm und pa) soll in der Diskussion (S. 99ff. und S. 109f.) noch eingegangen werden.

Während der Vor- und Zurückschwingmechanismus im Hinterflügel-Segment der Anisopteren reduziert ist (s. weiter unten), findet er sich bei Zygopteren und Anisozygopteren in beiden Flügelsegmenten. Der metathorakale Mechanismus dieser Gruppen weist jedoch große Unterschiede (in der tergalen Mechanik und in den Muskelfunktionen) gegenüber dem mesothorakalen auf: Das Hebelapodem HA ist im Metatergum von der davor liegenden Tergalbrücke (deren Vorderrand die Antecosta III bildet) gelenkig abgesetzt und zur tergalen Mittenregion hin abgerückt; das Tergum selbst ist in zwei nach außen vorgewölbte, gegeneinander bewegliche Hälften geteilt, die seitlich jeweils ein Gelenk zum Tergalsklerit (vTS) besitzen. Kontrahiert sich der dlm, so werden diese beiden Tergalkuppeln auseinander bewegt und die Tergalzapfen TZ dadurch nach innen geschwenkt. Der Flügel wird in diesem Fall durch den dlm nach kaudal bewegt, also zurückgeschwungen. Der auch im Metathorax antagonistische pa bewirkt hier ein Vorschwingen. D.h.: im Metathorax haben die Muskeln dlm und pa jeweils die genau entgegengesetzte Funktion wie im Mesothorax[3]). Vorderer Tergalsklerit

[1]) Bemerkenswert ist, daß die metathorakalen dlm der Zygoptera und Anisozygoptera "normal" (plesiomorph) ausgerichtet sind: bei ihnen besteht die Gefahr einer störenden Einwirkung durch ein folgendes Segment ja nicht!

[2]) Zu diesem Muskel s. auch Anmerkung 14, S. 115.

[3]) Aus der entgegengesetzten Funktion der serial homologen Muskeln im Meso- und Metathorax kann man schließen, daß sie ursprünglich eine andere (im Falle der dlm wahrscheinlich in beiden Segmenten gleichartige) Funktion besaßen. Dieser Gedanke erscheint mir für die Rekonstruktion des ursprünglichen Flugapparates der Pterygoten sehr wesentlich (vgl. S. 78ff.).

und Randsklerit (der letztere ermöglicht wie im Mesothorax durch sein proximales Gelenk zum vTS die vca-Funktion; vgl. S. 51) werden im Metathorax (ähnlich wie im Mesothorax) von der tergalen Vor-Zurückschwing-Mechanik nicht beeinflußt. Die Tergalbrücke des Metathorax (das Ursprungsgebiet der mesothorakalen dlm!) ist andererseits durch ihr kaudales Gelenk vom übrigen Metatergum unabhängig und bleibt bei der Vor-Zurückschwingbewegung des Hinterflügels in Ruhe (nicht jedoch bei der Schlagbewegung, bei der die Antecosta III auf- und abbewegt wird; vgl. oben).

Die Vor-Zurückschwing-Beweglichkeit der Flügel ist bei Zygopteren und Anisozygopteren in beiden Flügelsegmenten größer als bei Anisopteren. Außerdem sind in beiden Segmenten (vom dvm1 abgesehen) jeweils zwei Muskeln (dlm und pa) vorhanden. Der Gelenkspielraum im Gelenk c2/c4 ist jedoch im Hinterflügel kleiner als im Vorderflügel, was darauf hindeutet, daß beim Hinterflügel Schlagbahnveränderungen in geringerem Maße möglich sind als beim Vorderflügel. Außerdem läßt sich aus den Größenverhältnissen der Muskeln ableiten, daß die Vorschwingfunktion beim Vorderflügel (dlm) besser entwickelt ist als beim Hinterflügel (pa), während die Rückschwingmöglichkeit des Vorderflügels (pa) geringer ist als diejenige des Hinterflügels (dlm). Hier zeigt sich eine, bei den Anisoptera anscheinend weiter vorangetriebene, verschiedene Spezialisierung der beiden Segmente (vgl. auch S. 101 und S. 109f.).

Im Mesothorax der Anisoptera fehlt der direkte Antagonist des dlm, der pa; damit ist der (aktiv einstellbare) Bewegungsspielraum der Flügel (gegenüber Zygopteren und Anisozygopteren, die in dieser Hinsicht als plesiomorph anzusehen sind — vgl. dazu auch Anm. 14, S. 115, sowie S. 109f.) sekundär verkleinert. Im Metathorax ist der Vor-Zurückschwingmechanismus weitgehend reduziert — der pa fehlt, der dlm ist nur sehr schwach entwickelt (rudimentär), die Bewegungsmöglichkeit im c2/c4-Gelenk ist stark eingeschränkt. In diesem Segment ist außerdem das Metatergum erheblich vereinfacht: die Beweglichkeit der tergalen “Kuppeln” fehlt, das verkleinerte Hebelapodem sitzt fest an der Tergalbrücke, vTS und hTS — ursprünglich wohl beide auch im Metathorax vorhanden und durch ein Gelenk getrennt — sind zu einem Sklerit verschmolzen (vgl. auch S. 109f.). Durch diese Veränderungen, die eine direktere Übertragung der Heber- und Senkerkräfte auf den Flügel mit sich bringen, wird der Metathorax zu einem nahezu reinen Antriebssegment.

Die großen Unterschiede im Vor-Zurückschwingmechanismus zwischen den Hauptgruppen der Odonata konnten hier nur angedeutet werden — sie bedürfen weiterer, vergleichender Untersuchungen.

2. FLÜGELMECHANOREZEPTOREN

Mechanische Beanspruchung der Rezeptoren

Das Chordotonalorgan in der Radioanalplatte

Auf der Flügelunterseite, wenig distal vom Epifulcrum, befindet sich eine kleine, apodemartige Einstülpung, der ventrale Ansatz des Flügel-Chordotonalorgans (CH, Abb. 3, 10 und 13a). Von dieser Stelle ausgehend zieht der Rezeptor nach dorsal-medial zur Kutikula der Oberseite der RAP (dorsaler Ansatz s. Abb. 1a, 11a und 15). Die ventrale Ansatzstelle befindet sich innerhalb einer brückenartigen Sklerotisierung, die sich von der Basis des Costalsektors aus nach kaudal bis zur Basis des Cubitalsektors erstreckt und nach proximal und distal durch Membran sowohl vom Epifulcrum als auch vom distalen Flügel abgesetzt ist. Der CH-Ansatz unterteilt diese Skleritbrücke in zwei Teilstücke — ein kürzeres vor der Ansatzstelle und ein längeres dahinter — die als “Hebelsklerite” des CH aufgefaßt werden (vCH, hCH: vorderer und hinterer Hebelsklerit des Chordotonalorgans).

Das Chordotonalorgan von *Anax imperator* Leach (der Art, an der auch die elektrophysiologischen Experimente durchgeführt wurden) ist etwa 0,5 mm lang. Phasenkontrast- und polarisationsoptische Untersuchungen zeigten, daß das Organ bei *Anax* ungefähr 50 Scolopidien enthält[1]). Die Zahl der Sinneszellen ist jedoch höher: eine elektronenmikroskopische Analyse (Risler in Vorb.) ergab, daß einige Scolopidien mehrere Sinneszellen enthalten.

Da der Rezeptor innerhalb der RAP (distal von der Auf-Abschlagsachse P1/P2) liegt, wird er durch die Schlagbewegungen nicht beeinflußt (jedenfalls nicht direkt; vgl. dazu S. 96f.). Auch bei der Vor-Zurückschwingbewegung wird die RAP als Ganzes bewegt und das CH daher weder gedehnt noch gestaucht. Die Drehungen

[1]) Erhardt (1916) gibt für das CH im Flügel von *Coenagrion puella* (L.) dagegen nur 16 Stifte an.



Abb. 11. (a) Blick auf die Flügelbasis des rechten Vorderflügels von *Anax imperator*. Dorsales Ansatzgebiet des Chordotonalorgans punktiert. Das Sensillenfeld CF2 verläuft in der proximalen Fortsetzung der Radius+Media-Ader in einer Furche (⇨), das Feld CF1 (➧) verschwindet basal hinter der Radius-Kante. Vgl. mit Abb. 1a, 3 und 15. Maßstab 1 mm; (b) Ansicht der beiden Felder campaniformer Sensillen von vorn-oben; rechter Flügel abgeschlagen (Flügelspitze also links unten). CF1 (➧) und CF2 (⇨) sind fast in ganzer Ausdehnung zu erkennen. Maßstab 0,1 mm.

des Flügels um die Längsachse führen dagegen zu deutlichen Längenänderungen des Organs. Dies soll im folgenden für die pronatorischen und supinatorischen Drehbewegungen innerhalb der Schlagphasen und an den Schlagwendepunkten näher untersucht werden.

Supiniert der Flügel in der Aufschlagsphase, so wird der Cubitalsektor ventral gegenüber dem Epifulcrum bewegt (vgl. S. 53f.); der nach vorn über die Epifulcrum/Cubitalsektor-Drehachse E2 hinausragende hintere Hebelsklerit (hCH) setzt die Skleritbrücke des CH dabei unter Spannung und "faltet" sie gewissermaßen in das Lumen der RAP hinein (Abb. 14c→e, 17a)[1]). Da sich der ventrale Ansatzpunkt des CH dabei sehr genau in Richtung des CH-Verlaufs nach dorsal-medial bewegt, wird das CH entspannt (bzw. gestaucht). Eine entgegengesetzte, pronatorische Bewegung des Cubitalsektors führt dagegen zur Dehnung des Organs; dies geschieht z.B. bei verstärkter Kontraktion des Fulcroalarmuskels in der Aufschlagsphase (vgl. S. 54f.). Am oberen Schlagwendepunkt, wenn der Cubitalsektor seinen Anschlag am Arculus erreicht (s.S. 54), ist das CH maximal gedehnt (Abb. 14e→c).

Kontrahiert sich an der Auf-Abschlagswende der hintere Coxoalarmuskel hca, wird der Flügel pronatorisch im Abschlagsdrehbereich bewegt und verwunden (vgl. S. 47ff.). Jetzt bewegt sich der Costalsektor relativ zum Epifulcrum (um die Epifulcrum/Costalsektor-Drehachse E1) und setzt die Skleritbrücke des CH von vorn her unter Spannung; die Ansatzstelle des CH wird erneut nach oben-innen bewegt und das CH entdehnt (Abb. 14c→a; 17a). In der folgenden Abschlagsphase wird die Verwindung des Flügels und damit der Dehnungszustand des CH wie in der Aufschlagsphase vom Kräfteverhältnis der passiv verwindenden Luft und der (in diesem Fall supinatorischen) Muskeln bestimmt (vgl. S. 50f.). Die erreichbare maximale Verwindung ist im Abschlagsdrehbereich) relativ geringfügig (vgl. S. 54, 102); da der vordere Hebelsklerit außerdem kürzer ist

[1]) Die im Ausgangszustand (0°-Anstellung) schon vorhandene Biegung des Sklerits vCH+hCH nach medial sichert — ebenso wie der ventrad umgeschlagene proximale Rand des Sklerits (Abb. 17a) — die Skleritbrücke gegen eine "Faltung" in die entgegengesetzte Richtung (nach außen).

als der hintere, wird das CH in der Abschlagsphase weniger weit entdehnt als in der Aufschlagsphase (vgl. Abb. 17b). Am unteren Schlagwendepunkt ist der Rezeptor — bei Erreichen des supinatorischen Anschlags des Abschlagsdrehbereichs — erneut kurzzeitig maximal gespannt (Abb. 14a→c).

Das Flügelchordotonalorgan durchläuft demnach an beiden Schlagumkehrpunkten ein Dehnungsmaximum. Entdehnungen finden in der Auf- und Abschlagsphase statt (Dehnungsminima bei extremer Supination bzw. extremer Pronation). Je nach deren Ausmaß ist der Abstand zum Längenmaximum (das an den Wendepunkten wohl stets erreicht bzw. durchlaufen wird) unterschiedlich groß. Je nach der Geschwindigkeit der Schlagwendepunktsdrehungen (abhängig v.a. von der Kontraktion der Wendepunktsmuskeln; vgl. dazu auch S. 97f.) wird die maximale Rezeptor-Länge verschieden rasch erreicht.

Felder von campaniformen Sensillen und Sinnesborsten

Auf der Oberseite der Radioanalplatte liegen im vorderen Bereich zwei lange Reihen von campaniformen Sensillen (CF1 und CF2; Abb. 1a, 3, 11 und 12); sie erstrecken sich etwa in der Flügellängsrichtung und folgen dabei dem Verlauf von Radius und Media, die in der RAP noch ein Stück weit zu erkennen sind. Bei *Anax imperator* Leach sind die Einzelsensillen im basalen Abschnitt der Felder äußerlich als bis etwa 20 µm lange, stark schlitzförmige Einsenkungen zu erkennen; nach distal werden die Schlitze kürzer (bis weniger als ein Drittel der Länge der proximalen Sensillen) und z.T. auch oval bis rundlich.

Erhardt (1916) beschrieb verschiedene solcher "Porenfelder" in der Flügelbasis von *Coenagrion puella* (L.) und bei anderen Libellen. Ihr fiel ebenfalls die große Mannigfaltigkeit in der Ausbildung (Form und Größe) des äußeren Kutikularapparates auf (runde, ovale oder spaltförmige Gruben). Extrem schlitzförmige Poren bei *Hemianax papuensis* (Burmeister) bezeichnete Simmons (1978) als "crevice organs" und verglich sie mit den Spaltsinnesorganen der Spinnen. (Derartig schmale Sensillengruben sind auch bei *Anax* ganz proximal vorhanden; sie erlauben wahrscheinlich genauere Rückschlüsse auf die mechanische Beanspruchung und Verformung der Kutikula — s. weiter unten.) Dieser Autor unterschied bei *Hemianax papuensis* vier Sensillenfelder, alle auf der Flügel-Dorsalseite, an der Basis der Radius + Media-Ader. Bei den hier untersuchten Arten (*Anax imperator* Leach, *Aeshna cyanea* Müll.) konnte eine solche Unterteilung jedoch nicht aufgefunden werden — auch nicht bei einem Vertreter der Gattung *Hemianax* (*H. ephippiger* Burm.), der zum Vergleich herangezogen wurde. Es fanden sich stets nur zwei Felder, deren Einzelsensillen — ohne größere Unterbrechungen — in geschlossener Reihe angeordnet sind: CF2 umfaßt dabei Simmons' "field 1 + 3 + 4", CF1 entspricht dem "field 2". Sowohl im Vorder- als auch im Hinterflügel von *Anax imperator* wurden je 90 bis 105 Sensillen pro Feld gezählt, wobei das CF1 6 bis 12 Rezeptoren weniger als das CF2 aufwies; bei *Aeshna cyanea* enthielten beide Felder (in beiden Flügeln) jeweils etwa 80 Einzelsensillen. Eine genauere raster-elektronenmikroskopische Untersuchung zeigte, daß sich die Ausrichtung der Längsachsen der einzelnen Sensillengruben im Verlauf der Felder in charakteristischer Weise verändert (teilweise zu erkennen in der Abb. 12).

Beide Sensillenfelder werden anscheinend nur durch die Drehbewegungen des Flügels um die Längsachse mechanisch beansprucht[1]). Die Spannungsänderungen in der Kutikula der dorsalen RAP sind allerdings äußerlich nicht sichtbar, wie etwa die Längenänderungen des Chordotonalorgans (die an der Ein-Auswärtsbewegung des ventralen Ansatzgebietes direkt beobachtet werden können). Innerhalb der Sensillenreihen wurden daher feine Längs-Einschnitte in der Kutikula angebracht, die bei gleichzeitiger Drehung des Flügels beobachtet wurden. Ein Aufklaffen der Schnitte im Verlauf der Drehbewegung wurde als Zugbeanspruchung der Kutikularapparate der dort liegenden Sensillen (quer zum Flügel, in der Längsrichtung der Gruben) interpretiert. Eine Pronation des Flügels im Abschlagsdrehbereich (welche proximal, wie beschrieben wurde, mit einer Relativbewegung der Costalsektor-Basis gegenüber der restlichen RAP verbunden ist), führt danach zu einer Zugbeanspruchung der Kutikula quer zum Feld CF1 (Abb. 14c→a); eine Supination im Aufschlagsdrehbereich (Bewegung des Cubitalsektors relativ zur restlichen RAP) verursacht dagegen eine Zugbeanspruchung

[1]) Auch Simmons (1978) vermutete (unter Bezug auf Neville, 1960), daß die Rezeptoren in einem funktionellen Zusammenhang mit der Verwindung des Flügels stehen; er gab jedoch keine näheren Erläuterungen dazu.

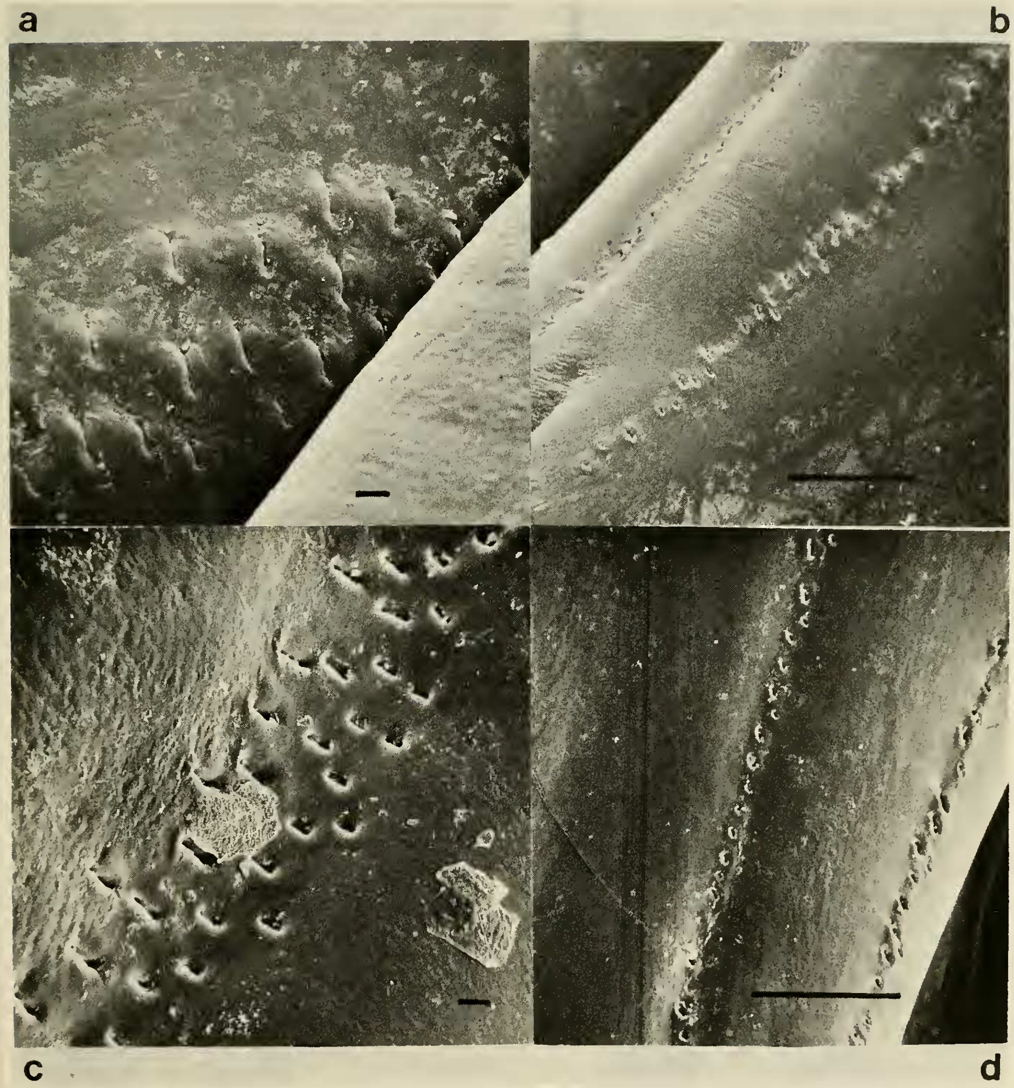


Abb. 12. (a) Proximaler Abschnitt des Sensillenfeldes CF1 (Ansicht wie in Abb. 11b); hier befinden sich die längsten Kutikular-Schlitze (bis ca. 20 μm). Maßstab 10 μm; (b) Mittlere-distale CF1-Sensillen (Ansicht wie in Abb. 11b) — die Kutikulargruben stehen in der Mitte des Feldes schräg zur Radius-Ader, an beiden Enden fast senkrecht zu ihr. Im Hintergrund das Feld CF2. Maßstab 0,1 mm; (c) Aufsicht auf die Basis des Feldes CF2 (Flügelspitze unten). Maßstab 10 μm; (d) Aufsicht auf mittlere-distale Sensillen des Feldes CF2. Die Kutikulargruben der mittleren Sensillen sind (gegenüber den basisnahen und distalen Gruben) mehr in Flügellängsrichtung ausgerichtet (ähnlich wie beim CF1). CF1 rechts zu erkennen. (Zum gebogenen Gesamtverlauf des Feldes vgl. auch Pfau, 1983, l.c. Abb. 2—3c.) Maßstab 0,1 mm.

quer zu CF2[1]) (Abb. 14c→e; die mögliche Übertragung der Zugkräfte von der dorsalen Cubitalsektor-Basis über die kaudad abgebogene Media-Basis zum Feld CF2 wird in der

[1]) Diese ist — infolge der Großen Distanz des Feldes zum CuS — wohl geringer als im Falle des CF1, was aber u.U. durch die stärkere Cubitalsektor-Bewegung (s.S. 53f.) "wettgemacht" wird.



a b

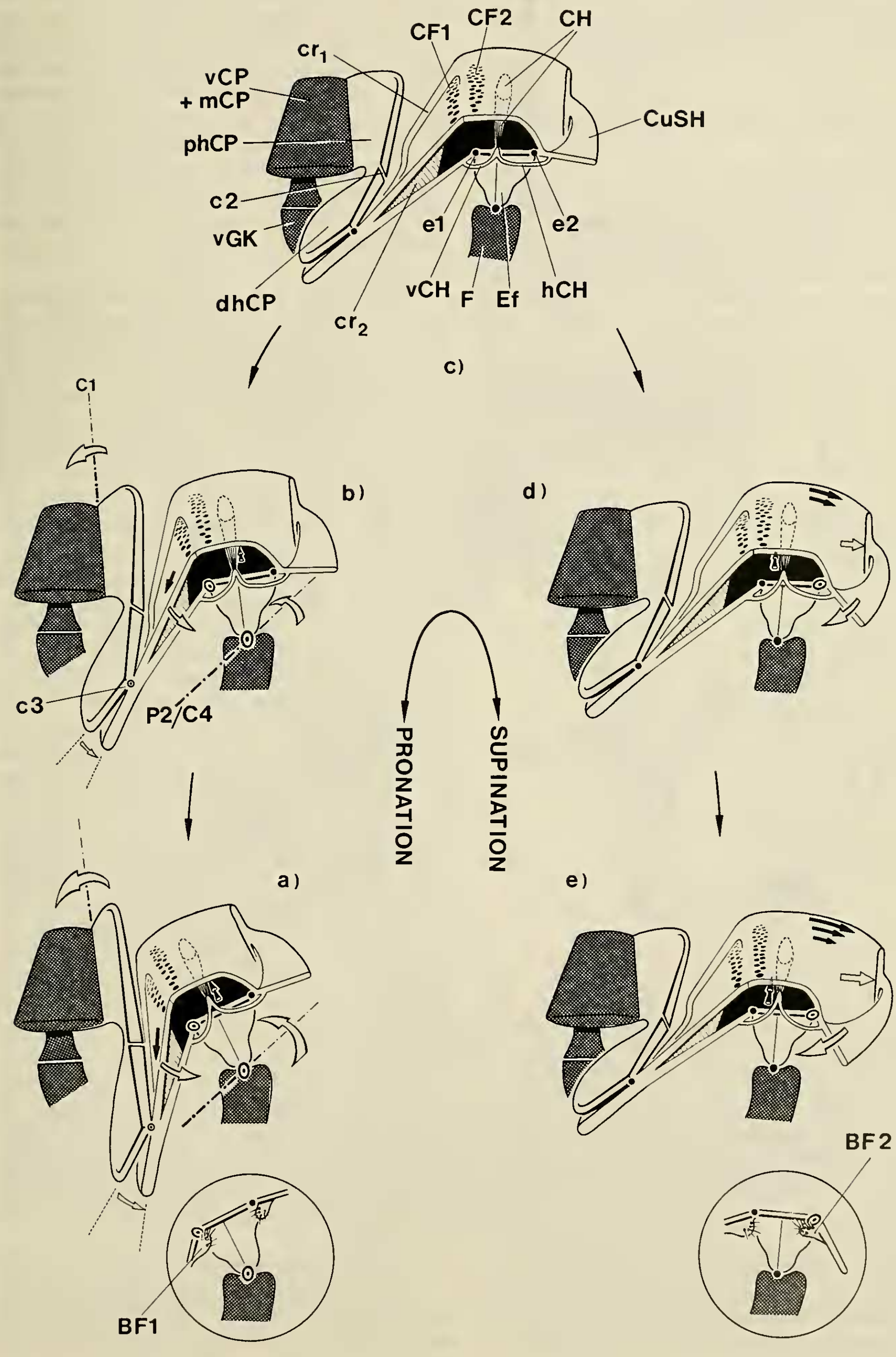
Abb. 13. (a) Unterseite des aufgeschlagenen rechten Vorderflügels von *Anax imperator*, von schräg vorn betrachtet. Das hintere Gelenk des Epifulcrum, e2 (→), ist nur andeutungsweise zu erkennen; am unteren Ende wird es von dem borstentragenden Auswuchs BF2 überragt. ⊡ kennzeichnet die ungefähre Lage des ventralen CH-Ansatzpunktes. BF1 rechts unten. Vgl. mit Abb. 7 und 17a. Maßstab 0,1 mm; (b) Blick auf das Borstenfeld BF1 von kaudal-ventral (rechter Vorderflügel); BF2 am linken unteren Bildrand noch erkennbar. Maßstab 0,1 mm.

Abb. 15 dargestellt). In beiden Drehbereichen nehmen die Zugspannungen bei Drehung zur 0°-Anstellung zurück wieder ab (Abb. 14a→c, e→c).

Eine kleinere Anhäufung von kurzborstigen Haarsensillen findet sich ganz proximal auf der Unterseite der Costalsektor-Basis (BF1; Abb. 7, 13 und 17a)[1]). Sie liegt auf einem nach kaudal über das Costalsektor/Epifulcrum-Gelenk e1 hinausragenden Auswuchs, dem verdickten Anfang der Subcosta. Ähnliche Sinneshaare sitzen "gegenüber" (auf der anderen Seite des Epifulcrum — am proximalen, vorderen Rand der Cubitalsektor-Basis) auf dem frontad über das Cubitalsektor/Epifulcrum-Gelenk e2 hinausragenden (kleineren) Fortsatz BF2. Beide Kutikularauswüchse stellen weiche Stoppstellen ("Anschläge") für die Verwindungsbewegungen der Flügelsektoren dar. Die inneren Borsten des Feldes BF1 kommen bei starker pronatorischer Verwindung im Abschlagsdrehbereich, diejenigen des Feldes BF2 dagegen bei starker Supination im Aufschlagsdrehbereich, mit der Außenwand des Epifulcrum in Kontakt und werden abgebogen (Abb. 13b und 14a, e). Selbst bei diesen extremen Anstellungen wird das Epifulcrum aber offensichtlich nur von wenigen Haarborsten direkt berührt, so daß für die Erregung der

[3]) Wenig distal vom Feld BF1 liegen zwei kleinere Felder campaniformer Sensillen, die hier nicht weiter berücksichtigt wurden (cf, Abb. 17a).

Abb. 14. Schematische Darstellung der Beanspruchung von Mechanorezeptoren der Radioanalplatte bei Pronation und Supination. Blick von distal-dorsal auf die durch einen Querschnitt geöffnete Basis des linken Flügels (der Schnitt verläuft im vorderen Bereich schräg, der Querader cr_2 folgend). Fulcrum und Epifulcrum wurden eingezeichnet, obwohl sie (bei dieser Ansicht) eigentlich verdeckt sind; die ventrale Verbindung von CP und RAP (mCP-Fortsatz und Gelenk c4) wurde weggelassen (vgl. andere Abb.). Epifulcrum mit Orientierungslinie. ⊙ "benutzte" Gelenke, ● "stilliegende" Gelenke; (c) 0°-Anstellung (vgl. Abb. 6); c → a Pronation (a → c Supination) im Abschlagsdrehbereich; c → e Supination (e → c Pronation) im Aufschlagsdrehbereich; a → e Supination des unteren Schlagwendepunkts; e → a Pronation des oberen Schlagwendepunkts. Helle Pfeile kennzeichnen die Bewegungen der Skelettelemente, schwarze die Bewegungen des CH-Ansatz-Stiftes bzw. Zugbeanspruchungen in der Kutikula (zur Übertragung der Kutikularspannungen auf das Sensillenfeld CF2 vgl. auch die Abb. 15).


CF1
CF2
CH
cr1
vCP
+ mCP
CuSH
phCP
c2
e1
e2
vGK
vCH
F
Ef
hCH
dhCP
cr2
c)
C1
b)
d)
c3
P2/C4
PRONATION
SUPINATION
a)
e)
BF2
BF1

übrigen Haarsensillen die beim Anpressen am Epifulcrum stattfindende Verformung der Vorsprünge eine Rolle spielen könnte.

Elektrophysiologie der Rezeptoren

Material und Methode

Als Untersuchungstier wurde *Anax imperator* Leach gewählt, die größte einheimische Libelle, die bei uns im Juli und August an größeren Seen stellenweise noch häufig auftritt. Bei kleineren Arten, selbst bei Arten der Gattung *Aeshna* (die z.T. bis spät in den Herbst hinein zu fangen sind), erwies sich die Präparation als erheblich schwieriger. Da frisch geschlüpfte Libellen für die Versuche nicht geeignet sind (sie sind weniger robust und fliegen auch schlecht), mußten adulte Exemplare jeweils kurz vor den Experimenten gefangen werden. Dabei handelte es sich meist um Männchen, seltener wurden auch Weibchen verwandt (Weibchen sind nur in geringer Zahl zu finden, haben aber den Vorzug, daß sie auch noch abends oder bei schlechterer Witterung fliegen). Von allen vier Flügeln wurde nacheinander abgeleitet — Vorder- und Hinterflügel zeigten dabei keine wesentlichen Unterschiede.

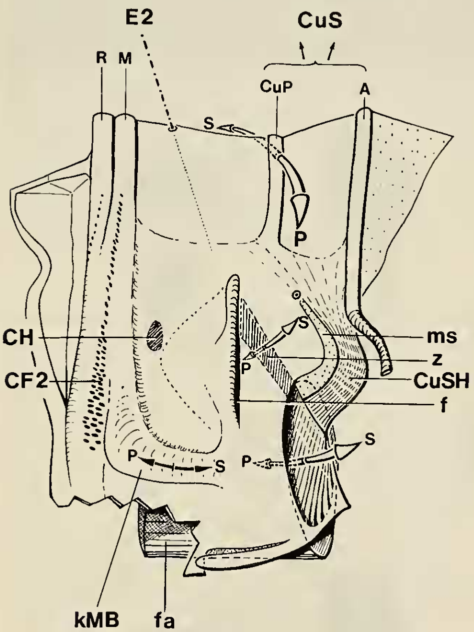


Abb. 15. Schema der Verformungen der kaudalen Radioanalplatte im Aufschlagsdrehbereich und der möglichen Übertragung von Kutikularspannungen auf das Sensillenfeld CF2. Blick auf die RAP eines rechten Flügels von *Aeshna*. Das kaudale Ansatzgebiet des Fulcroalarmuskels (fa) ist über eine Zone besonders verstärkter Kutikula (z) an einem Längsfalz (f) der RAP "aufgehängt" (vgl. S. 54). Das dorsale Ansatzgebiet des Chordotonalorgans (CH) wird durch diesen Falz vermutlich gegen die pronatorischen (P) und supinatorischen (S) Bewegungen des fa-Ansatzgebietes "abgeschirmt"; weiter proximal werden Zug- bzw. Druckspannungen (angedeutet durch die schwarzen Pfeile) möglicherweise über die kaudale Media-Basis (kMB) auf die CF2-Sensillen übertragen.

Libellen verhalten sich vor dem Windkanal sehr "launisch" und sind kaum zum Dauerflug zu bringen. Daher wurde zunächst nur vom nicht-schlagenden Flügel abgeleitet. Die Tiere wurden mittels Paraffin auf einer Unterlage fixiert und um etwa 30° (Kopf nach unten) gekippt, so daß die Terga des schräggestellten Pterothorax horizontal ausgerichtet waren (s. Abb. 16). Der waagerecht gestellte (in Schlagmitte befindliche) Flügel wurde wenig distal vom Nodus in die Klammer einer Drehapparatur eingelegt. Mit Hilfe dieser Vorrichtung konnte der Flügel um seine Längsachse gedreht werden — es wurde also die Bewegung imitiert, die als einzige zu einer deutlichen Beanspruchung der Mechanorezeptoren CH, CF1 und CF2 geführt hatte. Jenseits einer Winkelscheibe war die Drehachse mit einem linearen Wendelpotentiometer zur Registrierung des Reizes verbunden. In die dorsale Kutikula der Radioanalplatte wurde ein Fenster geschnitten und der zwischen Tracheenwänden laufende (von den Tracheen "getragene") sensorische Flügelnerv freipräpariert. Zur Ableitung von Potentialen des CH mußte der zu diesem Organ führende Nervenast so nah wie möglich an der dorsalen Anheftungsstelle des CH (in der Abb. 16 punktiert) in den Haken einer Silberdrahtelektrode (40 µm Ø) gelegt werden[1]). Dieser Nerv enthielt in einigen Fällen anscheinend dennoch Axone von (distalen) campaniformen Sensillen der Reihen CF1 oder CF2, die durch Ableitung und auch durch anschließende Präparation nachzuweisen waren (s. dazu auch S. 74). Bei den Ableitungen vom Feld CF1 bzw. CF2 lag die Hakenelektrode weiter proximal. Selbst bei Durchtrennung anderer Nervenäste (v.a. des zum CH

[1]) Intrazelluläre Ableitungen sind dagegen problematisch, da die Radioanalplatte im Abschlagsdrehbereich mitbewegt wird (vgl. S. 47ff.), was eine Verschiebung der Elektroden im Organ mit sich bringen würde.

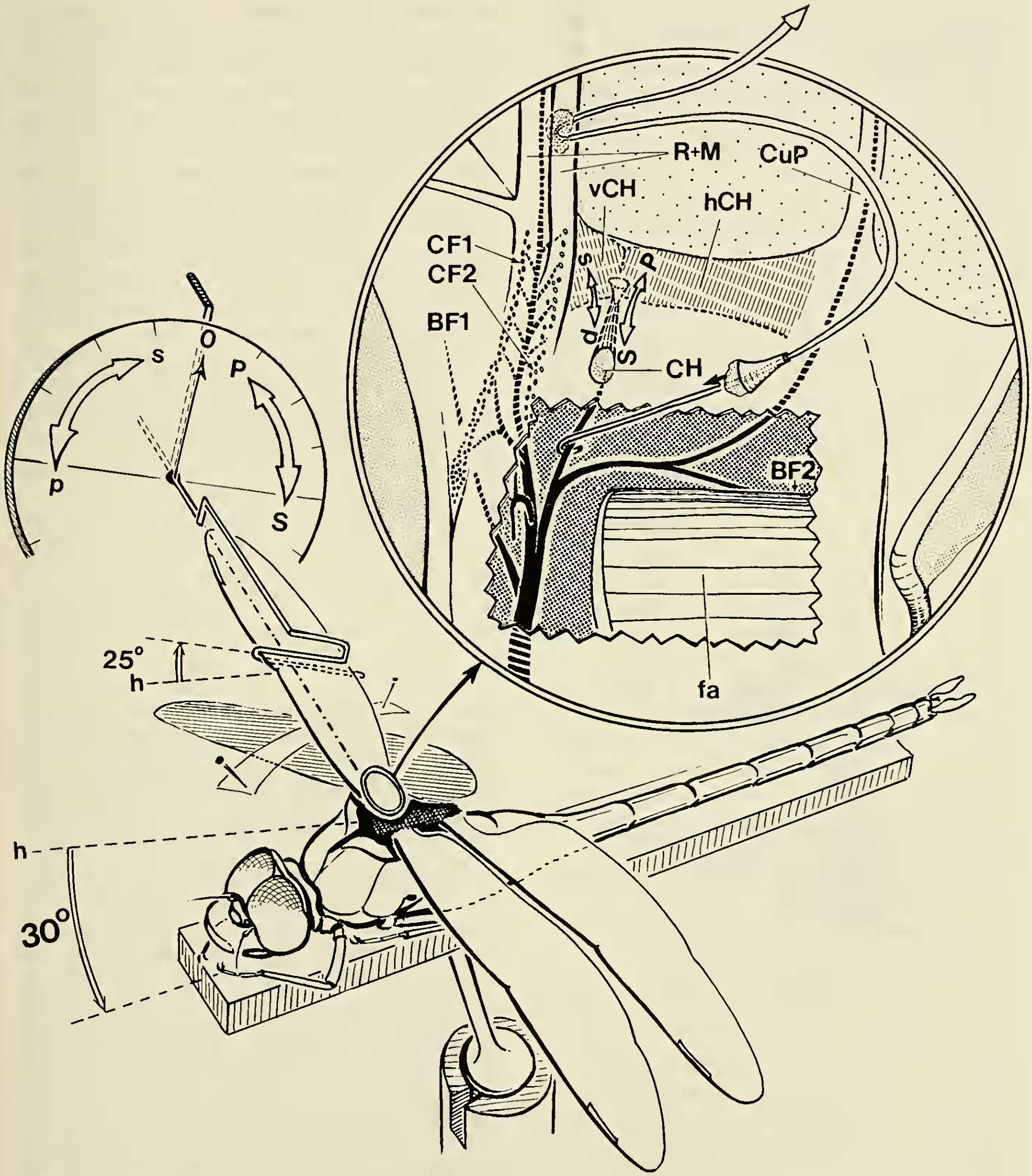


Abb. 16. Versuchsaufbau. *Anax imperator* um 30° gegenüber der Horizontalen (h) gekippt, rechter Vorderflügel in mittlerer Anstellung (0° = Anstellung zwischen den Drehbereichen) in der Drehklammer. In der herausvergrößerten, gefensterten RAP sind die freigelegten, zu den verschiedenen Sinnesorganen (CH; CF1,2; BF1,2) führenden Nerven sichtbar; die RAP ist distal des Fensters durchsichtig gedacht, so daß das CH, mitsamt den ventralen "Hebelelementen", zu erkennen ist. p,s,P,S vgl. S. 71.

führenden Nerven) konnte jedoch in keinem Fall völlig sichergestellt werden, daß in den Ableitungen nur CF1- oder CF2-Sensillen enthalten waren, da der sensorische Flügelnerv (um Änderungen der Mechanik zu vermeiden) distal von den Feldern nicht durchtrennt wurde. Die proximalen Borstenfelder BF1 und BF2 der Flügelunterseite (vgl. Abb. 7, 13, 14a, e und 17a) wurden nicht untersucht. Sie waren leicht vollständig auszuschalten: die Borsten beider

Felder wurden abrasiert und der Nerv des Feldes BF2 meist zusätzlich gekappt (der vom Feld BF1 kommende Nerv trifft weiter proximal auf den sensorischen Hauptnerv und war schon aus diesem Grund in den Ableitungen nicht enthalten). Über den Haken des Silberdrahts und den dort aufliegenden Nerven wurde zur Isolierung ein mit einer Paraffin-Vaseline-Mischung gefülltes, aus einem feinen Infusionsschlauch gezogenes Hütchen gestülpt (vgl. Möhl, 1979). Der Silberdraht mußte über eine Schleife an der Radius + Media-Doppelader festgewachst werden — nur auf diese Weise konnte eine Zerrung des Nerven (durch die Drehbewegung der Radioanalplatte im Abschlagsdrehbereich) vermieden werden. Die Potentiale wurden nach ihrer Verstärkung (Differenzverstärker Grass P16) auf dem Oszillographenschirm dargestellt und mittels eines Schreibers (Physiopolygraph von Schwarzer) dokumentiert. Außerdem diente ein Lautsprecher der akustischen Kontrolle. In einigen Fällen wurde ein elektronisches Fenster zur alleinigen Darstellung der größeren Spikes eingesetzt.

Da die Klammer der Drehapparatur den Flügel nur auf einem schmalen Querschnitt ergreift und mitnimmt (Abb. 16), sind zur Reizung der proximal im Flügel liegenden Sinnesorgane CH, CF1 und CF2 weitaus größere Drehbewegungen erforderlich, als sie natürlicherweise beim Flug (auf der Höhe des Nodus) stattfinden (deshalb die großen Drehwinkel in den Abb. 18—21). Dennoch wird bei diesen weiten Drehungen proximal in der Radioanalplatte ein natürliches Maß anscheinend nicht überschritten; dies zeigt sich bei gleichzeitiger

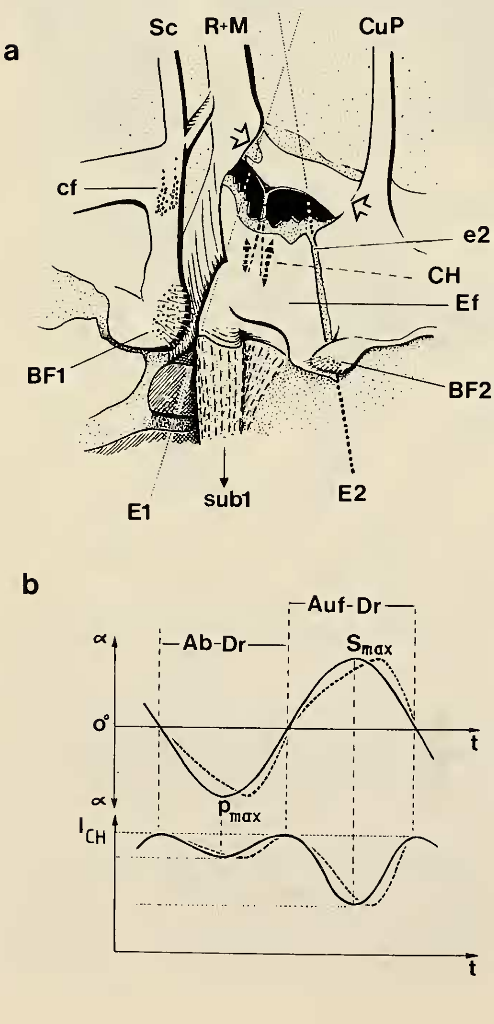


Abb. 17. (a) Unterseite der RAP des aufgeschlagenen linken Vorderflügels von *Aeshna cyanea*. Das Bild zeigt den schrägen Verlauf der Gelenkachsen E1 und E2; das vertieft liegende Gelenk e1 der Achse E1 ist nicht sichtbar — am Gelenk e2 (nach Mazeraten gezeichnet) sind die Teile übertrieben weit getrennt. E1 und E2 treten auf der Dorsalseite des Flügels aus, bevor sie sich kreuzen (dabei steht E1 steiler → Austritt weiter proximal). Nur ein kurzes Stück des CH ist (am ventralen Ansatzpunkt) zu erkennen, dort, wo ein Teil der ventralen Membran entfernt ist. Die gestrichelten Doppelpfeile deuten die möglicherweise unterschiedlichen Bewegungsebenen (und das unterschiedliche Ausmaß der Bewegung) des ventralen CH-Ansatzes im Abschlags- und Aufschlagsdrehbereich an (vgl. S. 102). Die Pfeile an den Gelenken der CH-Hebelsklerite kennzeichnen die Schub-Punkte (bei Flügelverwindung) der R+M- bzw. CuP-Ader; beide liegen unterhalb der jeweiligen Epifulcrum-Gelenkachse. cf: 2 kleine Felder von campaniformen Sensillen in der Sc-Basis. Membran punktiert; (b) Eine direkte Messung der Länge des CH bei verschiedenen geometrischen Anstellungen des Flügels war noch nicht möglich. Das Schema zeigt eine (qualitative) Rekonstruktion der Umsetzung eines durch beide Drehbereiche gehenden äußeren Sinus-Drehreizes (oben) in Längenänderungen des CH (unten). Ausgezogene Linie: künstliche Flügeldrehung; gestrichelte Linie: durch elastische Kräfte modifizierter (naturgetreuerer) Verlauf; l_{CH}: Länge des CH; Ab-Dr, Auf-Dr: Abschlags-, Aufschlagsdrehbereich; α: geometrische Flügelanstellung. Vgl. S. 62ff. und S. 102f.

Beobachtung der auf der Flügelunterseite liegenden Gelenke der Radioanalplatte.

Eine wesentliche Frage ist, ob die erzeugten Reize sonst als angenähert physiologisch betrachtet werden können. Einerseits hatte sich ja ergeben, daß die beiden Drehbereiche unterschiedliche Drehachsen aufweisen, wobei eine der Achsen (und damit die im Raum verlaufende "eigentliche Drehachse") sich zudem noch während der Flügeldrehung in ihrer Ausrichtung verändert (s.S. 50); andererseits sind zumindest die passiven Kräfte kaum genau zu imitieren, da sie am ganzen Flügel angreifen und von proximal nach distal mit dem Quadrat der Umfangsgeschwindigkeit anwachsen. In dieser Hinsicht kann die verwendete Drehvorrichtung (mit ihrer konstanten Drehachse und nur schmalen Kontaktstelle der Drehklammer) sicher keinen naturgetreuen Reiz erbringen. Da künstlich erzeugte Flügelverwindungen aber sowohl von proximal wie von distal aus zu den auf S. 62ff. beschriebenen Beanspruchungen der Rezeptoren führen (die Ein- und Auswärtsbewegungen des CH-Ursprungs sind dabei leicht über einen Spiegel direkt zu beobachten), kann angenommen werden, daß die Unterschiede zu den natürlichen Beanspruchungen v.a. quantitativer Natur sind. Die auf der Flügelunterseite befindlichen Scharniergelenke e1 und e2 sorgen anscheinend dafür, daß Flügelverwindungen proximal stets in prinzipiell gleicher Weise ablaufen.

Weite Drehungen des Flügels, durch beide Drehbereiche hindurch, wie sie etwa in Abb. 18a, b dargestellt werden, finden bei fliegenden Libellen an den Schlagwendepunkten statt. Allerdings sind Pronation und Supination beim Flug natürlich jeweils durch eine Schlagphase voneinander getrennt. Pronation und Supination laufen außerdem sicher erheblich schneller ab. Um mit der Klammer der Drehapparatur entsprechend schnelle Drehungen (und Rezeptor-Reizungen) zu erreichen, müßte der Flügel im Versuch (infolge der oben beschriebenen Untersetzung vom Ort der Drehklammer zur Flügelbasis hin) mit einer Geschwindigkeit von schätzungsweise 10.000 bis 20.000 Grad/Sekunde gedreht werden. Da dies technisch im Moment kaum zu lösen ist, wurden zunächst nur manuelle, relativ langsame Drehreize gegeben.

Ableitungen vom Flügel-Chordotonalorgan

Die Ableitungen, bei denen vom Nerv des Chordotonalorgans, dicht beim dorsalen Austrittsort aus dem Organ (Abb. 16), abgeleitet wurde, können (abgesehen von den Einzelfällen, die auf S. 73 beschrieben werden) als reine CH-Ableitungen betrachtet werden. Sie stellen, wie auch fast alle anderen Ableitungen, Summenableitungen dar.

In den Abb. 18a und b werden manuelle Sinusdrehungen durch beide Drehbereiche wiedergegeben. Die Drehrichtungen innerhalb der Drehbereiche sind (in Abb. 18a) in der oben dargestellten Reizspur durch die Buchstaben p und s (Pronation bzw. Supination im Abschlagsdrehbereich) und S und P (Supination bzw. Pronation im Aufschlagsdrehbereich) gekennzeichnet (vgl. auch Abb. 16). Auf der Winkelskala am Bildrand, welche die Stellung der Drehklammer auf der Höhe des Nodus wiedergibt (Abstand zwischen den Teilstrichen 50°), stehen p_{max} und S_{max} für extrem pronierte bzw. supinierte Anstellungen im Abschlags- bzw. Aufschlagsdrehbereich.

Die Abb. 18a und b zeigen mehr oder weniger dichte Spike-Ansammlungen, die zwischen den extremen Flügelanstellungen auftreten. Da der Flügel bei Pronation (p,P) und Supination (S,s) jeweils die 0°-Anstellung durchläuft (wobei die direkte Beobachtung der Flügelunterseite zeigt, daß das ventrale Ursprungsgebiet des CH in der 0°-Anstellung maximal aus der Radioanalplatte herausbewegt ist), treten die Impulse offensichtlich da gehäuft auf, wo der Rezeptor stark gedehnt ist (vgl. Abb. 14, 17b und S. 63f.). Der Flügel ist bei 0° (der Anstellung maximaler CH-Dehnung) auf der Höhe des Nodus ungefähr 25° gegenüber der Horizontalen supiniert; das bedeutet, daß der 0° entsprechende geometrische Anstellwinkel bei einem horizontal ausgerichteten Tier etwa 55° Supination betragen würde (vgl. S. 68 und Abb. 16).

Die CH-"Bursts" sind aus Spikes unterschiedlicher Höhe zusammengesetzt, stammen also von verschiedenen Einzelsensillen. Das von Reiz zu Reiz sich ändernde äußere Impulsbild deutet darauf hin, daß das Organ die Unregelmäßigkeiten des manuellen Reizes wiedergibt. Stärker beschleunigte Drehungen (etwa die erste Pronation der Abb. 18a) weisen z.B. besonders kurze, dichte Impulsansammlungen auf. Bei langsamen Drehungen sind die CH-Spikes dagegen über den ganzen Drehspielraum (S_{max}-p_{max} und zurück) verteilt — die Anhäufung um 0° herum ist weniger deutlich (Abb. 18b). Bei Treppen-Reizen durch beide Drehbereiche gibt das CH auf jeder Reizstufe Potentiale ab (Abb. 18c); es wird demnach in beiden Drehbereichen sowohl bei Pronation als auch

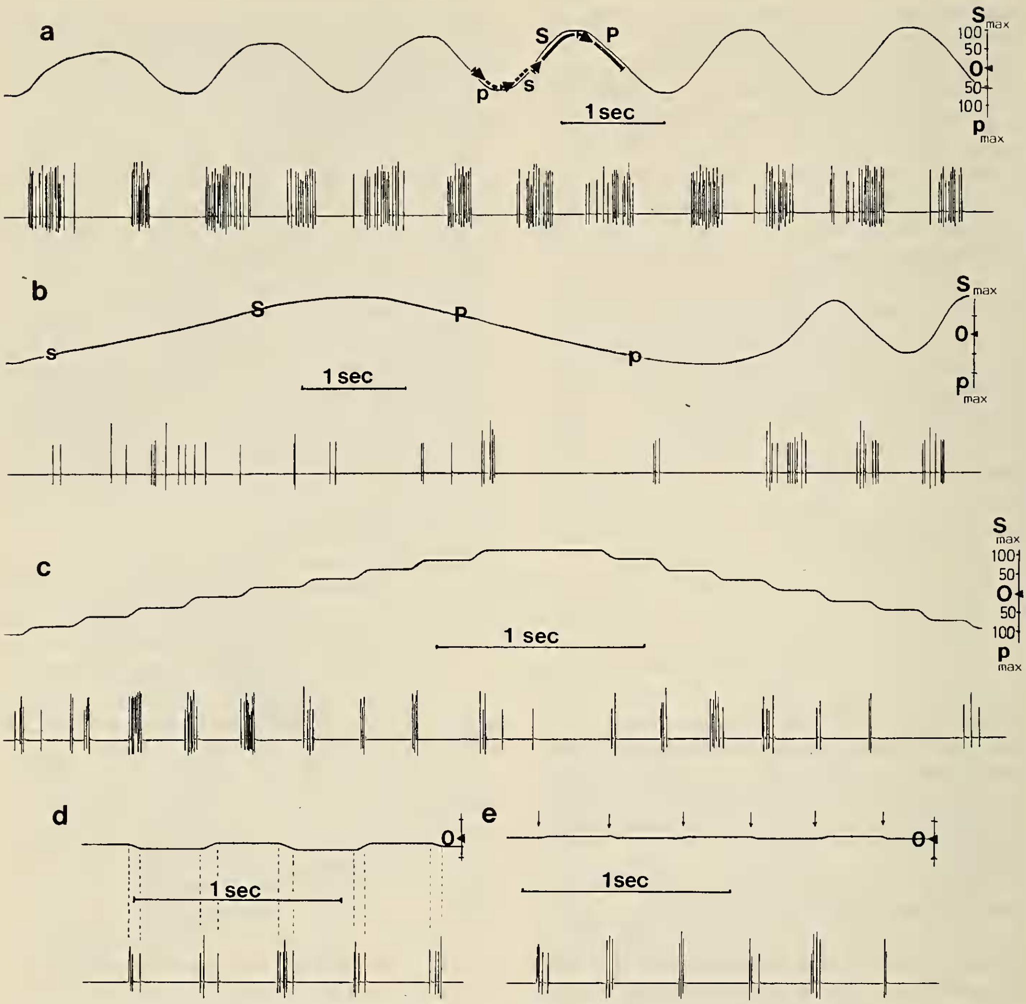


Abb. 18. (a-e) Ableitungen vom Chordotonalorgan von *Anax imperator* bei manueller Flügeldrehung um die Längsachse. Impulse nachgezeichnet. In e wurde der Beginn der (sehr geringfügigen) Reize durch Pfeile markiert.

bei Supination gereizt. In den Extrembereichen (p_{max} bzw. S_{max} auf der Winkelskala) sind die Antworten etwas schwächer oder können auch ganz fehlen. Auffällig ist, daß die Impulse entweder über die ganze Länge der einzelnen Reizrampen verteilt sind oder nur am Beginn und Ende abgegeben werden (vgl. auch Abb. 19b). Um 0° ist das CH anscheinend besonders empfindlich (Abb. 18d, e): Hier feuern Sensillen noch bei besonders geringfügigen und langsamen Drehungen des Flügels. In der Abb. 18e wurde der Flügel z.B. nur etwa 5° weit gedreht; diese Winkeländerung wird zur Flügelbasis hin noch beträchtlich herabgesetzt und ist dort unter dem Binokular nicht mehr als Bewegung des CH-Ansatzes zu erkennen (in diesem Fall war daher nicht zu entscheiden, in welcher Weise Dehnung und Entdehnung des Rezeptors aufeinander folgten).

Ableitungen von anderen Rezeptoren, wahrscheinlich campaniformen Sensillen

Die folgenden Ableitungen stellen Einzelbeobachtungen dar und werden vorerst entweder distalen bis mittleren Sensillen des CF2-Feldes oder CF1-Sensillen zugeschrieben. Die Argumente dafür werden weiter unten zusammengefaßt.

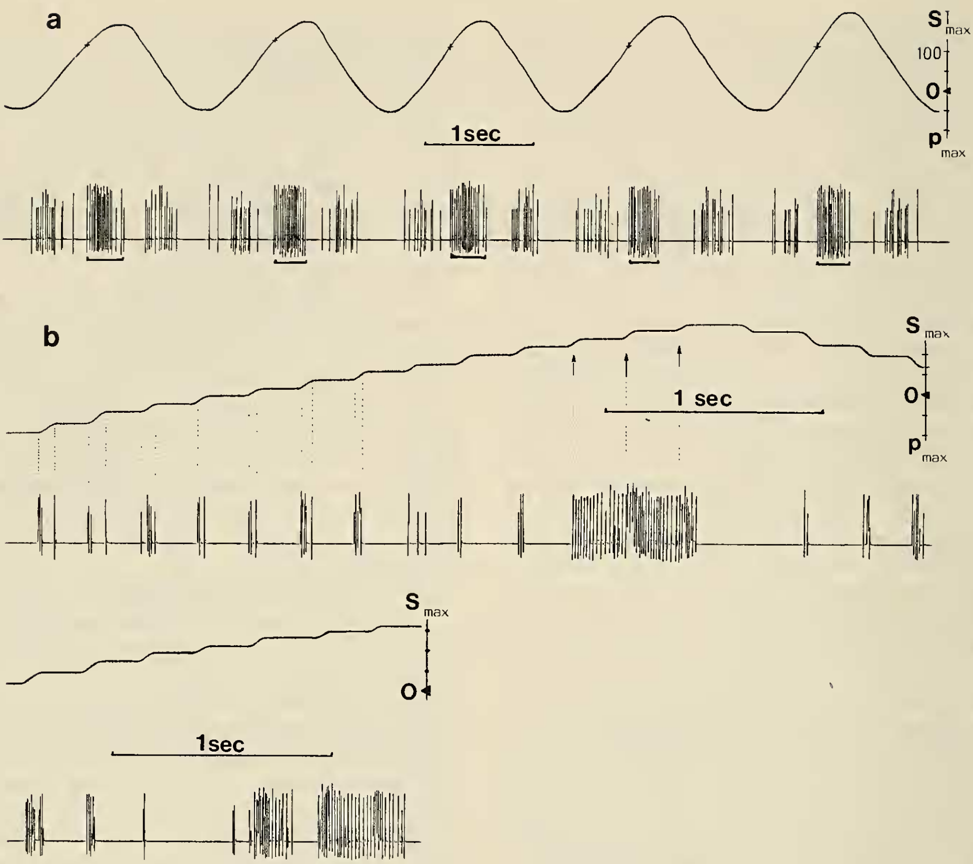
Bei zwei Ableitungen (von verschiedenen Tieren), bei welchen ebenfalls weit distal, vom Nerv des Chordotonalorgans, abgeleitet wurde (die Hakenelektrode lag etwa wie in der Abb. 16 dargestellt), feuerten bei Supination, in der Nähe von S_{max}, Sensillen mit einem von den CH-Sensillen abweichenden Zeitverhalten (Abb. 19). Sie waren im Lautsprecher deutlich von den in der selben Ableitung auftretenden, mehr unregelmäßigen ("stotternden") Impulsmustern der stark phasischen CH-Sensillen zu unterscheiden: bei Sinusreizen bildeten sie dichte Bursts mit z.T. sehr regelmäßiger Folge der Einzelimpulse, die mit dem Beginn der Rückdrehung (P) endeten (Abb. 19a, c)[1]). Treppenreizungen zeigten, daß diese Sensillen zu Beginn jeder Reizstufe neu erregt wurden und jeweils mit einer hohen Anfangsfrequenz feuerten (Abb. 19b). Die Erregung ging bei längeren Intervallen zwischen den Reiztreppen oder zwischen der S- und P-Drehung relativ schnell auf Null zurück (vgl. Abb. 19b, 2. Ableitung, und 19d). Bei Sinusreizen kam der Erregungsabfall der Einzelsensillen dagegen nicht zum Ausdruck, so daß die Impulse dort ohne Lücke bis zum Beginn der P-Drehung aneinander anschlossen. Offensichtlich folgten dabei mehrere, verschiedene Sensillen dicht aufeinander (vgl. Abb. 19c, d). Das unterschiedliche äußere Impulsbild dieser Rezeptoren bei den Sinusreizen erklärt sich wohl v.a. aus den unterschiedlichen Dreh-Amplituden und -Geschwindigkeiten. In der Abb. 19d ist z.B. zu erkennen, daß ein einzelnes Sensillum in Abhängigkeit von der Drehamplitude (und Geschwindigkeit?) verschieden stark erregt wurde. Bei Drehungen höherer Geschwindigkeit zeigten die Ableitungen dichtere, bei gleicher Drehamplitude zwangsläufig kürzere Bursts (Abb. 19c). Der Beginn der Bursts hängt anscheinend wesentlich vom Ausgangswinkel der Drehung ab: ging der nächste Drehreiz z.B. von einem größeren geometrischen Anstellwinkel (näher bei S_{max}) aus, so verschob sich der Erregungsbeginn zu einem größeren Winkel hin (auch dann, wenn schon früh eine dem vorigen Reiz entsprechende Drehgeschwindigkeit erreicht wurde; Abb. 19d, e). Diese Einzelbefunde sprechen dafür, daß der Gesamtverlauf des Reizes (d.h. sowohl Anfang und Ende als auch Geschwindigkeit der Drehung) für die Erregung der Sensillen von Bedeutung ist (vgl. dazu auch S. 103f.).

Von ganz ähnlichen Sensillen (mit entsprechendem Zeitverhalten) konnte auch bei Pronationsdrehungen im Abschlagsdrehbereich, in der Nähe von p_{max}, abgeleitet werden (nicht abgebildet). Auch hier feuerten die Sensillen nur bei Drehung in Richtung Anstellextrem und endeten bei Beginn der Rückbewegung (in diesem Fall dem Beginn der s-Drehung).

In einigen Fällen wurde weiter proximal vom sensorischen Flügelnerv abgeleitet; die Hakenelektrode befand sich dabei vor der Aufgabelung des Haupt-Nervenstammes in die zu den verschiedenen Rezeptorfeldern führenden Äste (jedoch distal von der Abzweigung des zum Feld BF1 führenden Nerven). Auch hier traten Sensillen mit einem mehr phasisch-tonischen Zeitverhalten auf. Bei gleichmäßiger und langsamer pronatorischer Drehung durch den Abschlagsdrehbereich stieg die Impulszahl/Sekunde von 0° an allmählich an, wobei die im Zeitverlauf unterschiedlichen Spikegrößen auf ein sukzessives Ansprechen immer neuer Sensillen hinweisen (Abb. 20a). Stufenreize zeigten, daß bestimmten Flügelanstellwinkeln im Abschlagsdrehbereich bestimmte Summenerregungszustände zugeordnet sind (Abb. 20b). Bei dieser Ableitung wurde der Flügel jeweils um 30° weiter proniert, dann wurde eine Sekunde gewartet und aufgezeichnet. Die Erregung blieb auf jeder Stufe über mehrere Sekunden relativ konstant; nur bei 60° und 90° sieht man in der zweiten Hälfte der Ableitung einen geringen Erregungsabfall (möglicherweise ein Hinweis darauf, daß die distalen Sensillen der Felder schneller adaptieren; vgl. auch Abb. 19b, d und weiter unten). Von ähnlichen, "phasisch-tonischen" Sensillen konnte auch bei supinatorischen Drehungen im Aufschlagsdrehbereich (S) abgeleitet werden — hier jedoch nicht ab 0°, sondern erst ab 50° (s. Abb. 21 und weiter unten).

Alle diese vom Erregungsmuster der stark phasischen CH-Sensillen abweichenden Ableitungen werden vorerst campaniformen Sensillen zugesprochen. Während die auf Pronation ansprechenden Sensillen des Abschlagsdrehbereichs als proximale bis distale Sensillen des Feldes CF1 angesehen werden können, stammen die bei Supination im Aufschlagsdrehbereich abgeleiteten Impulse wohl von mittleren bis distalen CF2-Sensillen (von distalen Sensillen in den Fällen, in denen scheinbar allein vom CH-Nerv abgeleitet wurde). Für diese Interpreta-

[1]) Nur bei über den Bereich der ableitbaren Sensillen hinausgehenden (oder auch bei unphysiologisch weiten) Drehreizen endeten die Bursts schon vor dem Beginn der P-Drehung.



tion spricht folgendes: 1) Die mechanische Beanspruchung der Sensillengebiete (S. 64ff.) weist darauf hin, daß in der Kutikula Zugspannungen in der Längsrichtung der Kutikulargruben auftreten — entweder bei Pronation im Abschlagsdrehbereich (CF1) oder bei Supination im Aufschlagsdrehbereich (CF2) —, die von proximal nach distal fortschreiten (vgl. auch Abb. 14 und 15). Diese verursachen wahrscheinlich — über Druckspannungen senkrecht zur Grubenlängsachse und Deformationen der Dendriten-Tubularkörper (vgl. z.B. Zill & Moran, 1981) — eine sukzessive Reizung der aufeinanderfolgenden Sensillen. 2) Die "typischen" Ableitungen vom CH stellten stark phasische Antworten dar, die v.a. im mittleren Anstellbereich (um 0°), also bei stärker gedehntem Rezeptor, auftraten; diese Sensillen wurden in beiden Drehrichtungen erregt. Die Sensillen mit dem abweichenden (phasisch-tonischen) Zeitverhalten traten dagegen in beiden Drehbereichen jeweils nur in einer Richtung, nämlich zum Anstellextrem hin, auf; in dieser Richtung wird das CH zunehmend entspannt und reagiert immer schwächer. 3) In den Fällen, in denen vom CH-Nerv allein abgeleitet wurde und dennoch Sensillen mit phasisch-tonischem Zeitverhalten feuerten (s.S. 73), konnte bei anschließender Präparation gezeigt werden, daß von distalen CF2- (bzw. CF1-) Sensillen stammende Nerven an den Nerv des CH angeschlossen waren. (Das Verzweigungsmuster erwies sich überhaupt als äußerst variabel: die Axone der einzelnen Sensillen der campaniformen Sensillenfelder sind keineswegs immer streng gebündelt, sondern nehmen z.T. "Umwege"; so können CF2-Nervenäste z.B. auch an den BF1-Nerv anschließen.) Anscheinend wurden gerade diese Sensillen — der Erwartung entsprechend in den extremen Anstellbereichen — erregt. 4) Das se-

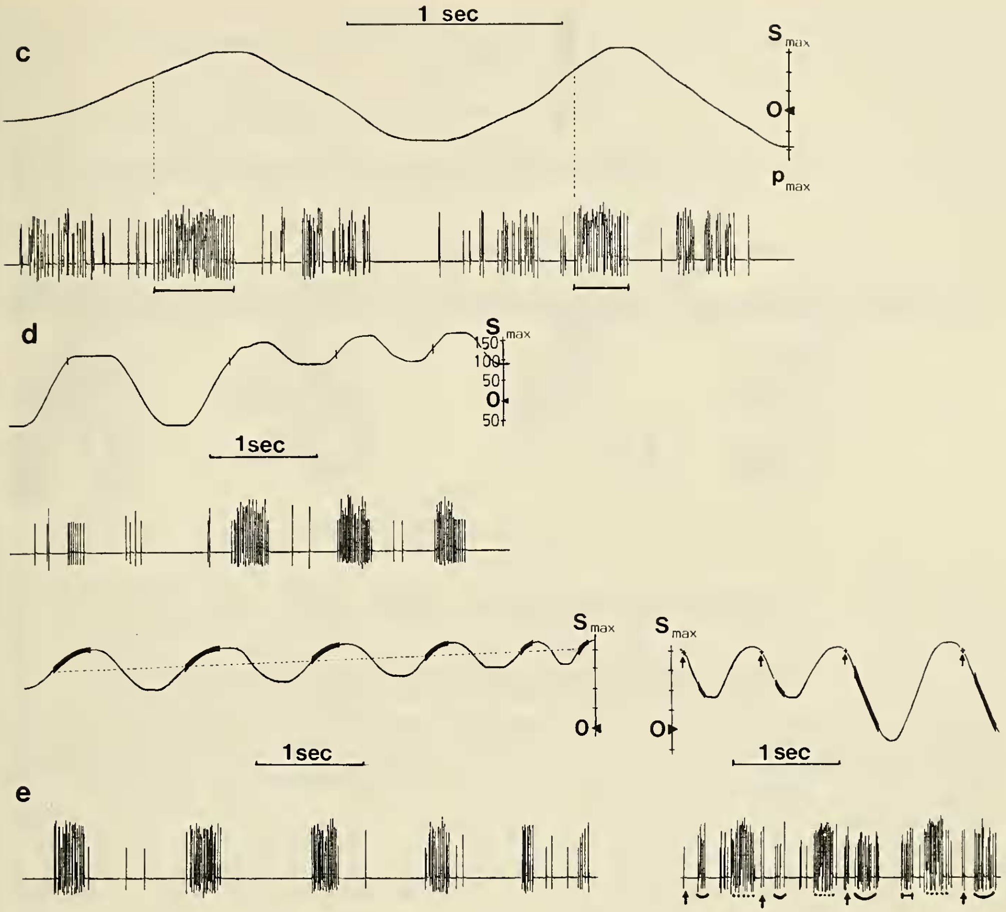


Abb. 19. (a-f) Gemischte Ableitungen vom Chordotonalorgan und (vermutlich) distalen Sensillen des Feldes CF2. In (a) und (c) sind die CF2-Bursts durch Balken gekennzeichnet (in der Reizspur steht in (a) am Winkelort ihres Beginns ein x); in (e) ist der Drehabschnitt mit CF2-Impulsen in der Reizspur verdickt wiedergegeben. Vgl. S. 72f. In (f) sind neben CF2-Sensillen (die durch Punkte unter der Ableitspur gekennzeichnet wurden) verschiedene, bestimmten Winkelabschnitten der Drehung zugeordnete CH-Impulse (↑,∪) zu sehen (s. dazu S. 102).

rielle, dichte Aufeinanderfolgen der Potentiale der Sensillen entspricht ihrer Reihenanordnung. Zeitlich spätere (jeweils bei größeren geometrischen Anstellwinkeln auftretende) Antworten können anscheinend weiter distal liegenden Sensillen zugeordnet werden (s. oben). Bei weit proximal angelegter Elektrode zeigten von 0° ausgehende Supinationsdrehungen allerdings nie von Beginn an Impulse, d.h., die basalen CF2-Sensillen fehlten immer. Dieser Teil des CF2-Feldes mußte durch die Präparation (im Gegensatz zum Feld CF1) stärker beschädigt werden (vgl. Abb. 16)! 5) Andere Rezeptoren, die ebenfalls mit den Flügeldrehungen in einer Beziehung stehen könnten (BF1, BF2; vgl. S. 66ff.), waren ausgeschaltet (s.S. 69f.).

3. EVOLUTION DER FLUGAPPARATE DER ODONATEN, EPHEMEROPTEREN UND NEOPTEREN

In diesem Kapitel soll auf einige Aspekte der Evolution der verschiedenen Flugmechanismen der Pterygoten eingegangen werden. Aufgrund

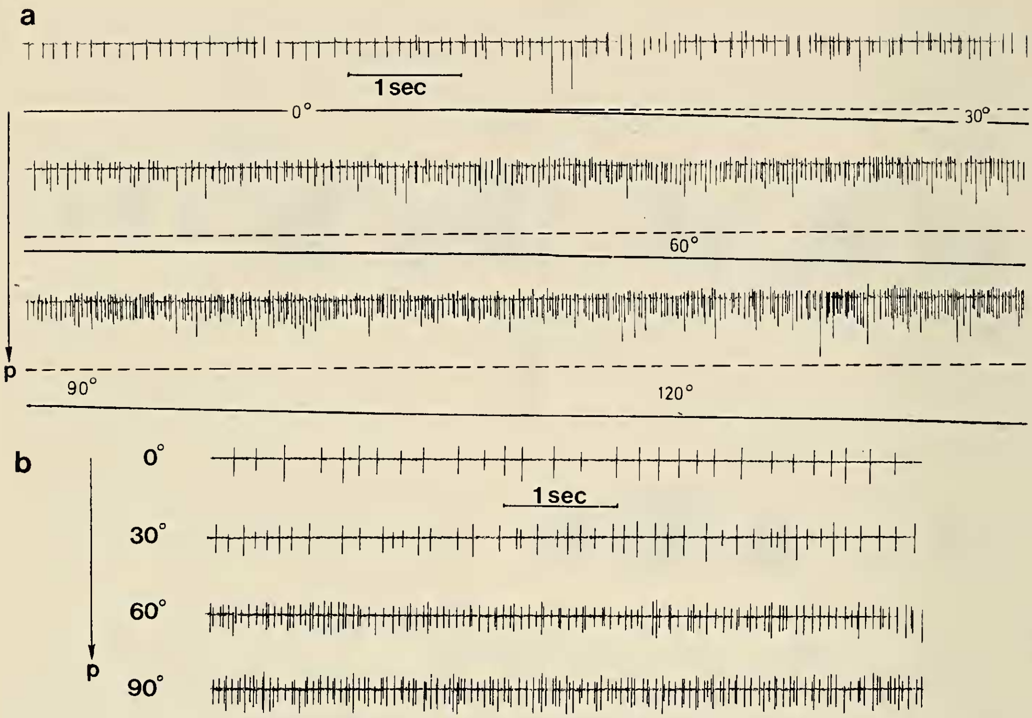


Abb. 20. (a) Allmähliche Pronation im Abschlagsdrehbereich (untere Spur; 0°-Linie gestrichelt mitgeführt) und Ableitung von (diesem Drehbereich zugeordneten) Sensillen des Feldes CF1 (vgl. S. 73); (b) Ableitung von entsprechenden Sensillen wie in (a) bei unterschiedlichen (statischen) Flügelanstellungen im Abschlagsdrehbereich (vgl. S. 73).

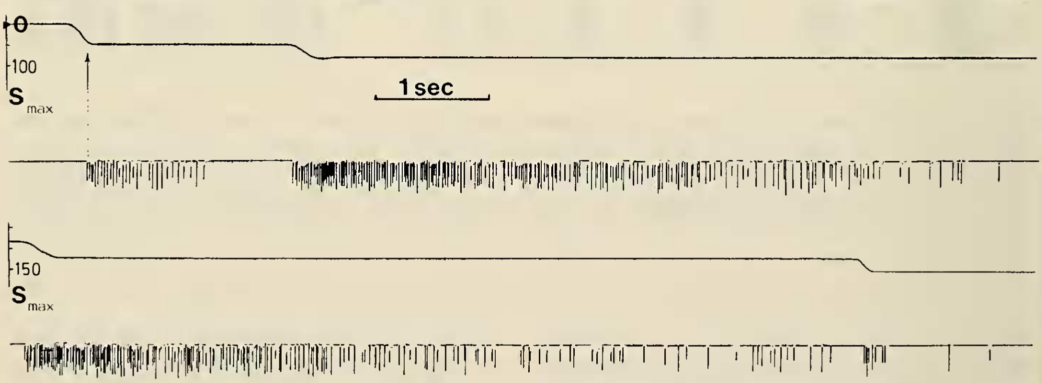


Abb. 21. Ableitungen, die mittleren bis distalen Sensillen des Feldes CF2 zugeordnet werden; Supinationsdrehungen des Flügels im Aufschlagsdrehbereich (vgl. S. 73ff.).

der fast ganz fehlenden Fossilüberlieferung und der Notwendigkeit, von gut gesicherten monophyletischen Gruppen auszugehen, muß dabei v.a. ein Vergleich der rezenten Gruppen zugrunde gelegt werden (s. dazu die grundsätzlichen Überlegungen von Hennig, 1969)[1]). Da

[1]) Hennig (1969, l.c. S. 34) führte für Gruppenbezeichnungen eine sehr wesentliche Präzisierung ein: er kennzeichnet diejenigen Gruppen mit einem Sternchen (z.B. *Trichoptera), die auf den letzten gemeinsamen Vorfahren aller rezenten Arten zurückgehen und unterscheidet sie von Gruppen ohne *, die auch die fossilen sog. "Stammgruppen"

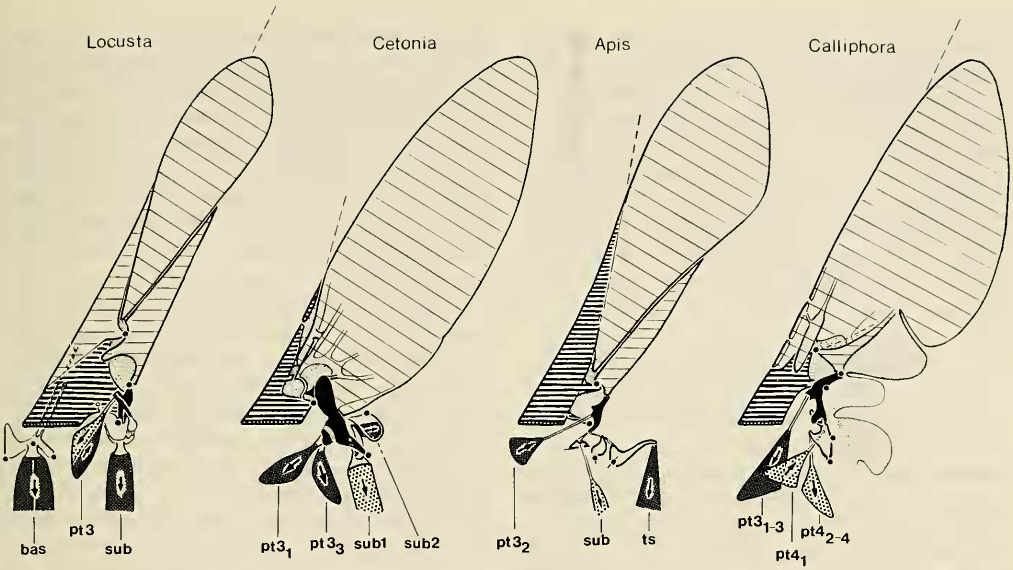


Abb. 22. Unterschiedliche Pronations-Supinations-Mechanismen bei Neopteren. Flügel in supinierter Anstellung gezeichnet. Der dick schraffierte Basisabschnitt bildet bei einer Verwindung des Flügels jeweils das Widerlager; beim Flügelschlag werden die thorakalen Antriebskräfte über diesen Teil auf den "Verstellflügel" (weit schraffiert) übertragen. Lage der Drehachse des Flügels gestrichelt angedeutet. Die Pfeile in den Muskeln deuten eine Funktion beim Aufschlag (Pfeilspitze nach oben) oder Abschlag (Pfeilspitze nach unten) an; dabei wird eine zugfederartige Wirkung der wohl tonisch-aktiven Muskeln angenommen (Ausnahme: die phasischen Basalar- und Subalarmuskeln von *Locusta* und der sub1 von *Cetonia*). Pronatoren dunkel (eng punktiert), Supinatoren hell (weit punktiert). Nur der Muskel pt3 (M85) von *Locusta* wirkt in den beiden Schlagphasen unterschiedlich, beim Abschlag supinierend, beim Aufschlag pronierend, jeweils entgegengesetzt zu der den Flügel passiv drehenden Luftanströmung (wobei die Drehwirkung beim Abschlag vermutlich noch durch eine hinzukommende "Zugfeder-Wirkung" verstärkt wird). bas Basalarmuskeln; sub Subalarmuskeln; pt3 Pterale-3-Muskeln; pt4 Pterale-4-Muskeln; ts Tergosternalmuskel; die tiefgesetzten Zahlen sollen keine Homologievorstellung ausdrücken. Die Muskeln für Schlagbahnveränderungen (weitere Pterale-3-Muskeln und Basalarmuskeln bei *Apis* und *Calliphora*) wurden weggelassen. Vgl. Pfau, 1977b, 1978a; Pfau & Honomichl, 1979; Pfau, 1977a und in Vorb.

unsere Kenntnis über die Funktionsweise der rezenten Flugapparate jedoch immer noch sehr lückenhaft ist, ist diese Basis sehr schmal. So muß der Vergleich hier weitgehend auf den Flügelantrieb beschränkt bleiben; eine synthetische Theorie, welche die Flügel-Stellfunktionen mit einbezieht, ist vorerst höchstens in Umrissen möglich. Dies hängt auch damit zusammen, daß innerhalb der großen Gruppe der Neoptera sehr unterschiedliche Flügelstellmechanismen verwirklicht sind: So hat sich z.B. gezeigt, daß die Drehbewegungen des Flügels um die Längsachse bei Orthopteren, Coleopteren, Hymenopteren und Dipteren in ihrer Mechanik größere Unterschiede aufweisen, und daß in diesen Gruppen z.T. nicht-homologe pronatorische bzw. supinatorische Muskeln eingesetzt werden (Abb. 22; vgl. auch Pfau, 1977a, b; Pfau & Honomichl, 1979). Entsprechendes trifft für die Muskulatur und Mechanik der Flügelschlagbahnänderungen zu (eigene, nicht veröffentlichte Untersuchungen). Der Grundplan der an der Basis der Neoptera vorhandenen Stellmechanismen muß also erst noch rekonstruiert werden. Da selbst innerhalb einzelner Ordnungen der Neoptera keine Einheitlichkeit besteht, müßten zunächst für diese Gruppen genauere vergleichende Bearbeitungen und Grundplanrekonstruktionen erfolgen.

Die im weiteren vorgenommene Rekonstruktion einiger wesentlicher Teile des Ur-Flugapparates der Insekten, und ihrer Abwandlungen

---

enthalten. In der vorliegenden Arbeit handelt es sich in der Regel um *Gruppen; nur an einigen Stellen, an denen ich ein Mißverständnis auf jeden Fall vermeiden möchte, wird entweder ein * angefügt oder ausdrücklich vermerkt, daß Gruppen im weiteren Sinne (d.h. incl. Stammgruppe) gemeint sind.

auf dem Weg zu den rezenten Gruppen, ist ein Versuch, die z.T. großen Lücken zwischen den rezenten Flugapparat-Typen zu schließen. Er muß weitgehend hypothetisch bleiben. Wenn hier dennoch an verschiedenen Stellen bis in Einzelheiten gegangen wird, so v.a. deshalb, um aufzuzeigen, daß die These eines polyphyletischen Ursprungs des Insektenflugs (Matsuda, 1981) keineswegs zwingend ist (sie geht außerdem von einigen falschen Voraussetzungen aus vgl. dazu auch S. 105ff.).

Der ursprüngliche Antriebsmechanismus der Pterygoten

Bei den drei rezent existierenden Hauptgruppen der Pterygoten, den Odonaten, Ephemeropteren und Neopteren, sind zwei verschiedene Antriebs-Grundprinzipien verwirklicht. Sie sollen hier (schlagwortartig) als "Tergalplatten-Mechanismus" TPM (Odonata) und "Tergalwölbungs-Mechanismus" TWM (Ephemeroptera, Neoptera) bezeichnet werden.

Der TPM ist dadurch gekennzeichnet, daß das Tergum beim Flügelschlag als Ganzes auf- und abbewegt wird (Abb. 24b) und die Flügelbasis demzufolge über eine längere Strecke (bzw. über mehrere Gelenkstellen) scharnierartig mit dem Tergum artikuliert. Als antagonistische Antriebsmuskeln existieren indirekte Heber (am Tergum ansetzende Dorsoventralmuskeln, die primär wohl über die ganze Breite des Schlaggelenks verteilt waren) und direkte, am Flügel ansetzende Senker ("Basalar-" und "Subalarmuskeln").

Der TWM führt dagegen über eine Aufwölbung und Abflachung des Tergum zum Ab- und Aufschlag, wobei der Flügel nur durch einen Teil des Tergalrandes, den hauptsächlich auf- und abbewegten mittleren bis hinteren Bereich, gehebelt wird (Abb. 23 und 24c, d). Membranöse seitliche Einschnitte im Tergum (Tergalspalte) verbessern die Verwölbbarkeit des Tergum und somit seine Hebelwirkung — sie konzentrieren sie auf einen relativ kurzen Abschnitt der Flügelbasis. Als Hauptmuskeln des TWM fungieren am Tergum ansetzende Dorsoventralmuskeln (indirekte Heber) und dorsale, rein tergale Längsmuskeln (indirekte

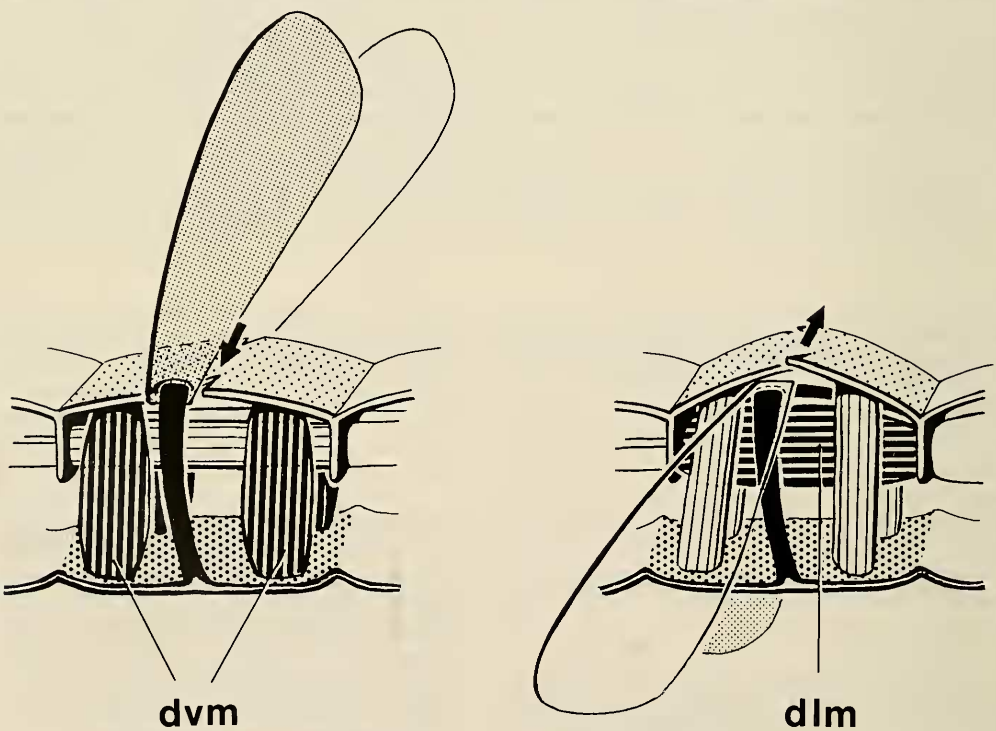


Abb. 23. Das Wirkungsprinzip des Tergalwölbungs-Mechanismus (TWM) kann nur in einer Seitenansicht des Thorax verdeutlicht werden. Tergum und Sternum punktiert, Pleuralleiste schwarz hervorgehoben. Nur die indirekten Muskeln wurden eingezeichnet.

Senker). Außerdem können phasische direkte Senker als Synergisten der dorsalen Längsmuskeln beteiligt sein (mit deutlicher Abschlagswirkung v.a. dann, wenn sie in ihrer Zugrichtung mit den Dorsoventralmuskeln übereinstimmen, und wenn ihr Zugpunkt am Flügel der tergalen Hebelstelle genähert ist); sie haben jedoch meist zusätzliche Funktionen als Stellmuskeln und sind in abgeleiteten Gruppen (etwa Dipteren) auch zu reinen (tonischen) Stellmuskeln geworden.

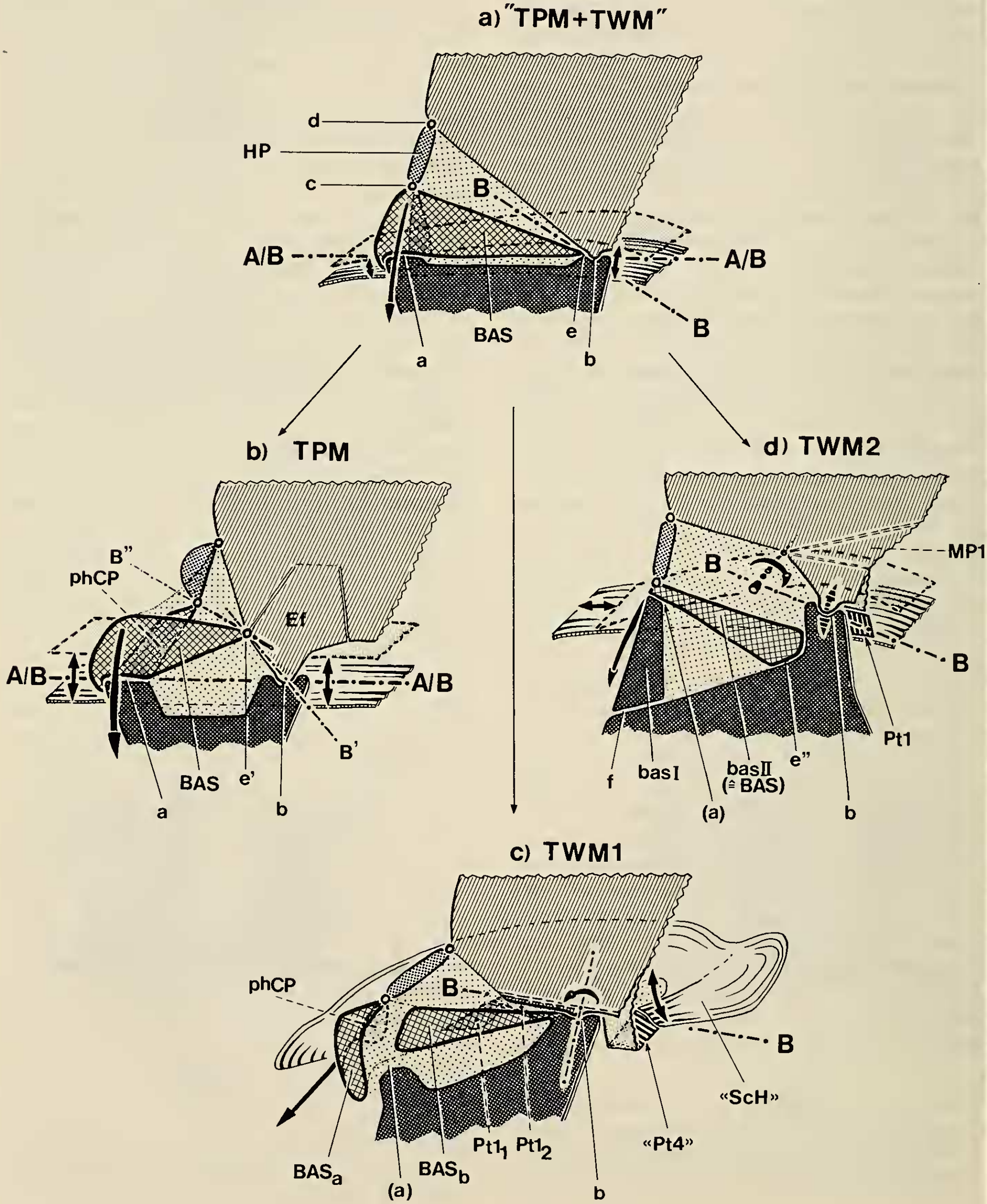
Das hier als TWM bezeichnete Antriebsprinzip wird in der Literatur (vgl. etwa Hadorn & Wehner, 1974; Seifert, 1975) häufig falsch dargestellt. So wird z.B. die Aufwölbung des Tergum durch die dorsalen Längsmuskeln, die in der Tierlängsrichtung geschehen muß (vgl. Abb. 23 und 24d), in eine Querschnittsebene des Thorax verlegt (s. z.B. Seifert, 1975, Abb. 148); eine zunehmende Quer-Verwölbung des Tergum würde aber dem Abschlag (den sie bewirken soll) sogar entgegenarbeiten und ist außerdem kaum durch eine Kontraktion der Längsmuskeln zu bewerkstelligen. Es ist auch nicht korrekt, wenn man den Mechanismus des Flügelschlags der Insekten als "Deckel-Topf-Mechanismus" darstellt und verallgemeinert, da dieses Prinzip eigentlich nur bei den Odonaten (als TPM) verwirklicht ist. V.a. bei stark spezialisierten Gruppen, die den Flügel über einen kaudalen "Scutellarhebel" antreiben (Dipteren, Hymenopteren, Ephemeropteren), spielt eine "Deckel-gegen-Topf"-Bewegung für den Flügelschlag keine Rolle mehr: die Bewegung der Scutellarhebel wird hier durch eine komplizierte Verformung des Tergum und der Pleuren (d.h. fast des gesamten Thorax!) bewirkt.

Da die indirekten Senker (dlm) und Heber (dvm) und die direkten Senker (bas, sub) in allen Pterygoten-Hauptgruppen vorhanden und am Flügelantrieb beteiligt sind (im Falle des dlm der Odonata kann auf eine ursprüngliche Abschlagsfunktion geschlossen werden; s.S. 61), kann davon ausgegangen werden, daß diese Muskeln auch bei der Ahnform der *Pterygota als Flügelantriebsmuskeln vorhanden waren [1]). Das wiederum könnte bedeuten, daß primär ein Schlagmechanismus existierte, der sich noch beider Möglichkeiten bediente, also sowohl das TPM- als auch das TWM-Prinzip nutzte. Die Funktionsfähigkeit eines solchen Ur-Flugapparates ("TPM + TWM", Abb. 24a), der, wie sich im weiteren zeigen soll, eine relativ zwanglose Ableitung der (effizienteren) rezenten Flügelantriebsmechanismen erlaubt, setzt bestimmte Konstruktionsmerkmale voraus: So muß z.B. sowohl der TPM- als auch der TWM-Antriebsanteil über ein eigenes Schlaggelenk und eine eigene Schlagachse verfügt haben; in der Abb. 24a wurden daher zwei pleurale Flügelgelenke, a und b, und zwei Schlagachsen (A/B und B) eingezeichnet. Da das Tergum auf der Höhe des (etwa in der Flügelmitte liegenden) Gelenkes b beim Flug stärker auf- und abbewegt wird als weiter vorn, auf der Höhe von a (s. Pfeile in Abb. 24a), ist zusätzlich die Annahme einer innerhalb der Flügelbasis verlaufenden, schrägen Gelenkzone notwendig. Sie trennt einen vorderen, basalen Teil des Flügels, den "Basis-Sklerit" (BAS), vom restlichen Flügel. Vorn sitzt dieser Sklerit dem vorderen pleuralen Gelenkkopf auf (und bildet das Gelenk a), hinten besitzt er — an der Stelle e, dicht beim hinteren Schlaggelenk b — eine zweite gelenkige Kontaktstelle zum Pleurum. Eine solche Gelenk- und Achsenanordnung erlaubt es, daß beide Antriebsmechanismen (TPM: Bewegung des ganzen Flügels um A/B — TWM: Bewegung des distal von BAS liegenden Flügelabschnittes um B) gemeinsam und auch relativ gleichwertig an der Flügelschlagbewegung beteiligt sein können (würde z.B. der Sklerit BAS an anderer Stelle artikulieren — etwa bei e' oder e", vgl. Abb. 24b und d —, so würde dies entweder den TWM- oder den TPM-Antriebsanteil in seiner Effektivität schwächen; s. dazu auch die folgenden Kapitel). Die Schlagachse B des TWM darf in einem solchen System nicht als flügelfeste Achse ausgebildet sein: eine feste Achse B würde bei der Bewegung des (ganzen) Flügels um die Achse A/B ihre Ausrichtung zur tergalen Hebelstelle verändern und wäre nur in einem kurzen Schlagphasenabschnitt günstig ausgerichtet; eine "Schlagachse mit Bewegungsspielraum" weist dagegen diesen Mangel nicht auf. Man kann daher weiter postulieren, daß das Gelenk b kugelgelenkartig ausgebildet war, und daß außerdem der distal von BAS liegende Gelenkspalt nach vorn (zur Costa hin) breiter wurde, um dem Flügel — für seine Bewegung gegenüber dem BAS, um die nicht-flügelfeste Achse B — einen Spielraum zu geben. Der Vorderrand der Gelenkmembran konnte durch ein auf beiden Seiten mit Gelenken (c und d) verse-

[1]) Dies steht im Gegensatz zu der verbreiteten Auffassung, daß an der Basis der Pterygoten eine überwiegend direkte Schlagmuskulatur verwirklicht war (vgl. z.B. Pringle, 1957, S. 4; Kaestner, 1972, S. 71).

henes Teilstück der Costa, die Humeralplatte HP, eine gewisse Festigkeit behalten und gleichzeitig die für die Funktion des TWM notwendige Relativbewegung des distal von BAS liegenden Flügelteils ermöglichen. Da der Sklerit BAS über die HP an den restlichen Flügel mechanisch angekoppelt blieb, war auch die Funktion des TPM gewährleistet. Die Gelenke c und d dürften allerdings nicht zu leichtgängig gewesen sein, da sonst bestimmte Muskeln des TPM (v.a. die indirekten Heber) auf der Höhe des vorderen Gelenkkopfes unwirksam geworden wären.

Ein Vorteil des kombinierten Systems "TPM



+ TWM" könnte darin bestanden haben, daß die Flügel (je nachdem, ob der TPM- oder der TWM-Anteil stärker eingesetzt wurde) in unterschiedlichen Schlagbahnen bewegt werden konnten. Eine stärkere Beteiligung des TWM würde z.B. (infolge der Bewegung des Flügels um die schräg gestellte Achse B) zu einer flacheren Abschlagsbahn führen. Dabei würde der Flügel gleichzeitig weniger stark proniert; seine Anstellung wäre also der jeweils eingestellten Schlagbahn (bis zu einem gewissen Grad) automatisch angepaßt.

Jede Weiterentwicklung eines ursprünglichen Antriebssystems "TPM + TWM" muß jedoch zwangsläufig dazu führen, daß die beiden beteiligten Mechanismen untereinander in Konflikt geraten; sie konnten daher nicht gleichzeitig verstärkt werden, jedenfalls nicht über einen bestimmten Punkt hinaus. Ein vervollkommneter TWM, der das Tergum (durch einen kräftigeren dorsalen Längsmuskel) an der Stelle des hinteren pleuralen Gelenkkopfes weiter nach dorsal wölbt, wäre z.B. auf Kosten des TPM verstärkt: da das Tergum jetzt auf der Höhe des vorderen Gelenkkopfes in der Tierlängsrichtung beweglicher werden muß (s. z.B. den linken Doppelpfeil in Abb. 24d), müßte seine vordere Gelenkverbindung zum Flügel (genauer zum dorsalen Teil des Sklerits BAS) gelöst werden; an dieser Stelle würden die Kräfte der TPM-Muskeln schlechter übertragen, die Hebelwirkung des TPM wäre also dementsprechend verkleinert. Umgekehrt kann eine Weiterentwicklung des TPM nur dann stattfinden, wenn die tergale Kraftübertragung an beiden Gelenkköpfen, also auch am Gelenk a, gesteigert wird; eine Vor-Zurück-Beweglichkeit des Tergum müßte somit an dieser Stelle erschwert werden — der TWM-Anteil würde dementsprechend geschwächt. Aus diesen Gründen tendierte der postulierte Ur-Antrieb "TPM + TWM" wohl schon früh (ab einem bestimmten Punkt, s. unten) zu einer Trennung seiner Teilmechanismen. Er konnte nie über ein Anfangsstadium hinauskommen. Da es nicht wahrscheinlich ist, daß die Muskeln des TPM und TWM in diesem Ur-System gleichzeitig stärker kontrahiert wurden, vermochten die beiden Teilmechanismen sich auch nur bedingt gegenseitig zu unterstützen — bei größerem Krafteinsatz konnten sie wohl höchstens wahlweise (einzeln) eingesetzt werden (mit dem oben erwähnten Vorteil?). Höhere Schlaggeschwindigkeiten und -frequenzen waren damit aber sicher noch nicht möglich.

Nach dem oben Dargestellten bedeutete eine (über das beschriebene Ausgangsstadium hinausgehende) Steigerung der Effektivität des Antriebs also zwangsläufig, daß entweder der TWM- oder der TPM-Anteil reduziert (bzw. modifiziert) werden mußte. Wie konnte es aber überhaupt zu einem System "TPM + TWM" kommen, das sich in gewisser Hinsicht in seiner Weiterentwicklung selbst hemmt? Man kann wohl davon ausgehen, daß die Flügel der frühen Pterygoten primär breit (als vergrößerte "Paranota"[1])) den Thoraxsegmenten ansaßen und zunächst, relativ unbeweglich, als Segelflächen fungierten. Bei der sukzessiven Entwicklung der Schlagbeweglichkeit wurde wahrscheinlich anfangs auf jeden dafür in Frage kommenden Muskel "zurückgegriffen"; so wurden Muskeln einbezogen, die ursprünglich für die Beweglichkeit der Segmente vorhanden waren, und auch solche, die der Erzeugung der Atem- und Beinbewegungen dienten. Das entstandene kombi-

[1]) Der Streit darüber, ob die "Paranota" tergaler, tergo-pleuraler oder gar rein pleuraler Herkunft sind, soll hier nicht berührt werden. Die Argumente, die Matsuda (1981, S. 387, 388) für eine in einigen Gruppen pleurale Herkunft der Flügel anführt, sprechen z.T. eher für einen tergo-pleuralen Ursprung.

Abb. 24. Getrennte Ableitung des Flügelantriebs der Odonata (b) TPM), Ephemeroptera (c) TWM1) und Neoptera (d) TWM2) aus einem "Ur-Flugapparat" "TPM+TWM" (a). Nur der proximale, vordere-mittlere Abschnitt (bis zum Fulcrum-Gelenk) des (aufgeschlagenen) Flügels wurde dargestellt. Pleurum dunkel, Sklerit BAS gekreuzt schraffiert, Membran weit punktiert. Die Sklerit- und Gelenkverbindungen zum Tergum wurden weggelassen (Ausnahmen (c) und (d), wo in der Nähe des Fulcrum liegende Pteralia dargestellt sind — die verdeckten Sklerite der Flügeldorsalseite $Pt1_1$ und $Pt1_2$ wurden in (c) gestrichelt angedeutet). Tergum stärker schematisiert: für den aufgeschlagenen Flügel ausgezeichnet, für den abgeschlagenen Flügel (außer in (c)) gestrichelt. Der Pfeil am Sklerit BAS deutet die Zugrichtung der "Basalar"-Senker-Muskulatur an, die im Falle von (c) in Wirklichkeit aus zwei weiter getrennten, am BAS_a angreifenden Muskeln besteht. In (b) wurde die Schrägstellung der Odonaten-Segmente nicht berücksichtigt; die Membran im Gelenkeinschnitt zwischen BAS und HP ist durchsichtig gedacht, so daß das auf die Dorsalseite gewanderte proximale Gelenk der HP sichtbar wird (vgl. mit a). (c) ist nach den Verhältnissen bei *Ephemera* gezeichnet; der ursprüngliche Zusammenhang der Sklerite BAS_a und BAS_b (= BAS) wurde durch punktierte Linien angedeutet. Weiteres s. Text.

nierte System, in dem die für sich schwach entwickelten Teilmechanismen TPM und TWM noch zusammenwirken (sich gegenseitig verstärken bzw. ergänzen) konnten, war für den Antrieb der anfänglich kurzen, mit kleiner Amplitude und niederer Frequenz schlagenden Flügel wohl ausreichend (auch die Verwindungsfähigkeit der Flügel konnte auf diesem Stadium der Entwicklung geringfügig sein — die Flügel wurden möglicherweise weitgehend passiv proniert und supiniert). Daß es mit dem "TPM + TWM"-System nicht weiterging, stellte sich erst später, bei Erreichen seiner Grenzen, heraus.

In den folgenden Kapiteln wird der Versuch unternommen, die Grundplankonstruktionen und -funktionen der rezenten Gruppen (*Odonata, *Ephemeroptera, *Neoptera) darzustellen und von der postulierten Ausgangskonstruktion "TPM + TWM" abzuleiten. Dabei soll jeweils auch die Frage verfolgt werden, ob eine "TPM + TWM"-Urform — mit zwei Antriebsmechanismen und zwei Schlagachsen — für die Ableitung der betreffenden Gruppe überhaupt notwendig ist, oder ob nicht eher von einer Konstruktion ausgegangen werden kann, die einem rezenten Flugapparat-Typ ähnlich war.

Die Ableitung der Odonata

Vergleicht man die in der Abb. 24a dargestellte hypothetische Ausgangskonstruktion der Pterygoten mit dem Flugapparat der Odonaten (Abb. 24b), so zeigt sich ein wesentlicher Unterschied: der Flügelteil BAS artikuliert bei Odonaten kaudal an der Stelle e' (entspricht c4), also innerhalb des Flügels; die Achse B ist dadurch (durch 2 Gelenkpunkte, b und e') festgelegt (→ B'). Diese Situation kann durch eine Verlagerung der Gelenkstelle e nach e' leicht erreicht werden — eine nur geringfügig erscheinende Veränderung des "TPM + TWM"-Systems also, die jedoch eine Verstärkung des TPM und Schwächung des TWM mit sich bringt (der TWM wurde im Zuge der Entwicklung zu einem Stellmechanismus dann weiter umkonstruiert; s. unten).

Die daraus folgende Effektivierung des TPM-Anteils ist leicht einzusehen: Durch die Verlagerung des kaudalen BAS-Gelenks in den Flügel wird der distal von der Achse B' liegende Flügelhauptteil enger an den Skleriten BAS angekoppelt, und die Wirkung der direkten Senker und indirekten Heber so gleichmäßiger auf die ganze Flügelbreite zwischen den beiden Fulcren verteilt. Bei den rezenten Libellen existieren dementsprechend vordere und hintere direkte Senker, die Basalar- und Subalarmuskeln, die (in Teilfunktionen zwar etwas unterschiedlich) ihren Abschlags-Kraftanteil jeweils auf beide Basissklerite des Flügels verteilen; der einzige indirekte Heber, der dvm1, wirkt über ein breiteres tergales Gelenkgebiet ebenfalls auf beide Teile (möglicherweise sind in der Vorgeschichte der Odonaten mehrere dvm-Muskeln sekundär zusammengerückt). Radioanalplatte und Costalplatte (letztere entspricht BAS + HP) der rezenten Odonaten sind damit beim Flügelschlag als funktionelle Einheit zu betrachten (vgl. auch S. 50).

Der Anteil des TWM am Flügelantrieb wird automatisch in dem Moment verringert, in dem der kaudale BAS-Gelenkpunkt e vom Gelenk b weg in den Flügel verlegt wird. Einerseits hängt dies damit zusammen, daß die Funktion des TWM eine nicht-flügelfeste Schlagachse B benötigt (vgl. S. 79f.), andererseits wird der dlm (mit der Festlegung der Achse) gleichzeitig zu einem Hilfsmuskel des TPM, da er nun (neben der Bewegung des Flügels um B') auch den ganzen Flügel (incl. BAS!) um die TPM-Achse A/B bewegt. Da die tergale Mechanik aber im weiteren Verlauf der Evolution stärker modifiziert wurde (sie wurde v.a. einer Achse B"=C2/C4 "angepaßt" — die Schubrichtung der dlm konnte durch Verlagerung von t2 in die Tiefe leicht verändert werden; vgl. auch S. 57ff. und weiter unten), und dabei bestimmte mechanische Voraussetzungen für die dlm geschaffen wurden, die deren Wirksamkeit auf einen kurzen Abschnitt des Flügelschlags (das Ende der Abschlagsphase) einschränken, sind TPM-Antrieb und TWM-Stellmechanismus bei den rezenten Odonaten funktionell (weitgehend[1])) getrennt.

Die komplizierte tergale Mechanik und die Funktionsbeschränkung des dorsalen Längsmuskels auf einen kurzen Phasenabschnitt "zwischen den beiden Schlagphasen" deuten — bei Vergleich mit den übrigen Pterygoten — darauf hin, daß der Vor-Zurückschwingmechanismus der Odonaten stark abgeleitet ist. So kann aus der entgegengesetzten Funktion der dorsalen Längsmuskeln im Meso- und Metathorax bei Zygopteren und Anisozygopteren (vgl. S. 61) auf eine primär in beiden Segmenten gleichartige Funktion geschlossen werden. Entgegengesetzt die Flügel bewegende serial-ho-

[1]) Möglicherweise behielt der dlm bei rezenten Libellen noch eine geringfügige Abschlags-Teilfunktion (bezüglich der Achse P1/P2 = A/B!) bei.

mologe dlm erscheinen ja nur denkbar, wenn die Funktionen zunächst zusätzlich zu einer älteren, in beiden Segmenten gleichartigen Funktion, nämlich der Abschlagsfunktion, evoluiert wurden; mit der Reduktion der Abschlagsfunktion konnten sich die Nebenfunktionen dann zu Hauptfunktionen der dlm entwickeln. Der Vor-Zurückschwingmechanismus kann dabei relativ leicht aus dem ursprünglichen Antriebs-Teilmechanismus TWM des "Ur-Flugapparates" abgeleitet werden. Es bedarf nur der Versetzung von zwei Gelenkstellen des BAS, um aus der primären Drehachse B des TWM die Achsen B' und B" (Abb. 24b) zu entwickeln: e muß in den Flügel wandern (→ e'), und das distale Gelenk c (zur Humeralplatte) muß auf die Flügel-Dorsalseite verlegt werden (→ c2). Durch die Verlagerung von c wird zusätzlich zur Achse B' (P2/C4) eine zweite, in einem stumpfen Winkel zu ihr stehende Scharnierachse B" (C2/C4) gebildet. Während B' (ebenso wie die Achse C1) ungefähr in der Flügelebene liegt und (zusammen mit C1) die Drehbewegungen des Flügels um die Längsachse im Abschlagsdrehbereich bestimmt, wurde die schräg auf der Flügelfläche stehende Achse B" zur Drehachse des modifizierten TWM-Systems (Vor-Zurückschwing-System). Der dlm war möglicherweise in einer Übergangsphase — bei einem weniger weit "versenkten" Gelenk t2 — auch über die Achse B' (als Supinator) wirksam. Obwohl wir über die an der Basis der Odonaten abgelaufenen evolutiven Vorgänge wahrscheinlich nie befriedigende Aufschlüsse bekommen können, erscheint also prinzipiell folgender Ablauf denkbar: 1) Der dlm wirkt über B (ursprüngliches TWM-System; Abb. 24a); 2) die Achse B wird zu B' (der dlm wirkt damit über B' und A/B); 3) B' "spaltet" B" ab (der dlm wirkt über B', B" und A/B); 4) t2 wird tiefer gelegt — der dlm wirkt nun (ausschließlich?) über B" (stark modifiziertes TWM-System; Abb. 24b).

Im Zusammenhang mit der hier im Groben behandelten Evolution des Odonaten-Flugmechanismus (Verstärkung des TPM und Spezialisierung des TWM) stehen zahlreiche (v.a. tergale) Veränderungen des Skeletts. So wurde das Tergum im Mesothorax auf der Höhe des vorderen Gelenkkopfes (a) um eine Querachse beweglich (vgl. S. 58); Tergum und Flügel bleiben damit an dieser Stelle in engem Kontakt, so daß eine Verschiebung des (vorderen) Tergum in der Tierlängsrichtung, welche den TPM schwächen würde, vermieden wird. Durch verschiedene Gelenke im tergalen Seitenbereich (zwischen vTS, hTS und anschließenden Teilen) — die z.T. wohl schon ursprünglich vorhanden waren (vgl. S. 87f.) — wird die Hebelwirkung der dorsalen Längsmuskeln auf das hintere Fulcrum (b) konzentriert; die bei der Kaudalverschiebung des (mittleren) Tergum stattfindende Schrägstellung der dvm wird zu Beginn des Aufschlags (automatisch) wieder rückgängig gemacht, so daß der TPM auch hier höchstens kurzfristig beeinträchtigt wird (vgl. S. 60).

Offensichtlich stehen Antriebssystem und Stellmechanismen bei Odonaten in einem komplexen funktionellen Zusammenhang, der im Verlauf der Evolution nur einen schmalen, "gangbaren" Weg zuließ. Dies kann der folgende Gedankengang aufzeigen: Setzt man ein Ausgangssystem "TPM + TWM" voraus, so kann angenommen werden, daß die Stelle des Tergalzapfens (TZ) ursprünglich im TWM-System (in dem der dlm noch als Senker fungierte) an der Abschlags-Hebelbewegung beteiligt war, und daß das Gelenk t2 noch als längeres (sich in Tierlängsrichtung erstreckendes) Gelenkgebiet zwischen Tergum und Flügel (bzw. Pteralia) ausgebildet war (vgl. auch S. 105). Das Gelenk t2 ist bei rezenten Odonaten jedoch ein punktförmiges Gelenk und ermöglicht erst dadurch die Drehbewegungen im Abschlagsdrehbereich. Würde das BAS-Gelenk e sich in dieser Situation noch an der Stelle b befinden, so würden die Basalarmuskeln pronatorisch wirken (was übrigens primär, bei einem langgestreckten Gelenk t2, nicht der Fall war); da die Gelenkstelle e jedoch, zur Steigerung der Effizienz des TPM, in den Flügel verlegt wurde (→ e'), wurde diese Funktionsänderung vermieden (s. auch S. 50). Daraus ergibt sich, daß der Drehmechanismus des Flügels im Abschlagsdrehbereich — ebenso wie der Mechanismus des Flügelvor- und -zurückschwingens — erst mit der Weiterentwicklung des TPM überhaupt entstehen konnte. Die vorderen Abschlags-Antriebsmuskeln des TPM (bas) machten dabei keinen Funktionswechsel durch (vgl. dazu auch S. 91).

Bei den Odonaten führten die Veränderungen im Bereich von t2, der ursprünglich wohl ausgedehnteren tergalen Hebelstelle des TWM, anscheinend auch zu stärkeren Abwandlungen der die Hebelbewegung primär übertragenden Gelenksklerite (Pteralia 1 und evtl. auch Pterale 4). Die genaue Lage des Pterale 1, das bei Neopteren und Ephemeropteren auf der Höhe des hinteren Fulcrum (bzw. kurz davor) liegt — und

sogar sein Vorhandensein bei Libellen überhaupt — ist jedoch umstritten. Keineswegs dürfte z.B. der vordere Tergalsklerit vTS (Abb. 1a) dem Pterale 1 entsprechen (wie etwa Tannert, 1958, annahm), da er sich im Gebiet des vorderen Gelenkkopfes (und der CP) befindet und aufgrund seines Muskels tp mit einem anderen Sklerit, der Subtegula, homologisiert werden kann (vgl. S. 88). Ich vermute stattdessen, daß der vorn an die RAP angrenzende 1. Gelenksklerit G1 [1]) dem Pterale 1 homolog ist. Darauf deutet der an diesem Teil inserierende Muskel hca hin, da ein ganz entsprechender Muskel, der ebenfalls in Beziehung zu einem "Pterale 1" steht, bei Neopteren und Ephemeropteren existiert (vgl. S. 86f.)! Auch die Beziehung des Sklerits G1 zur Subcosta (über die Ader cr_1; vgl. Abb. 1a) spricht dafür (s. dagegen Matsuda, 1979, l.c. S. 6). Trifft diese Homologisierung zu, so hätte das Pterale 1 bei Odonaten seine ursprüngliche Funktion als Übertragungselement der Muskelkräfte des TWM vollständig verloren. Ein dem Pterale 2 homologer Kutikula-Bereich läge dann innerhalb der RAP, kann jedoch schon deshalb nicht genauer abgegrenzt werden, weil das Pterale 2 erst im Zusammenhang mit der Entwicklung der Neopterie (Entstehung der Mittelplatten-Gelenke) überhaupt in Erscheinung tritt (vgl. S. 90f.)[1]). Erschwerend für das Erkennen eines homologen Skleritbereiches ist, daß die RAP bei Libellen, dort, wo sie dem Fulcrum aufliegt, nicht durchgängig sklerotisiert ist; d.h., Dorsal- und Ventralwand der Flügelbasis sind an der Stelle des Pterale 2 (im Gegensatz zu den Neopteren) voneinander getrennt. Möglicherweise ist dies als eine Folge des abgeleiteten Flügel-Verwindungsmechanismus (vgl. S. 47ff.) anzusehen.

Erst die Umwandlung des "TPM + TWM"-Antriebssystems in ein weitgehend reines TPM-System ergab (neben der allgemeinen Verstärkung des Flügelantriebs) eine für die Odonatenevolution sicher sehr wesentliche Möglichkeit: der mesothorakale Antrieb konnte vom metathorakalen entkoppelt werden, so daß Vorder- und Hinterflügel verschieden stark oder auch mit einer größeren Phasendifferenz geschlagen werden konnten. In einem TWM-System existiert dieser, für die Manövrierfähigkeit wesentliche, Vorteil dagegen nicht: Mit vier Flügeln gut fliegende Neopteren (z.B. *Locusta*) zeigen, daß ein in beiden Segmenten stärker entwickelter TWM-Flügelantrieb nur dann möglich ist, wenn das mittlere Phragma das relativ festliegende Ursprungsgebiet beider dlm-Paare bildet; Vorder- und Hinterflügel müssen in diesem Fall weitgehend synchron bewegt werden, da der Schlagmechanismus der beiden Flügelpaare tergal gekoppelt ist [2]). Eine darüber hinausgehende Leistungssteigerung des TWM (wie etwa bei Dipteren, Hymenopteren, Strepsipteren oder Ephemeropteren) konnte anscheinend stets nur für ein Flügelsegment erreicht werden, was aber auf Kosten des anderen gehen mußte. Der "Verzicht" der Odonaten auf die (bei Effektivierung des TWM in beiden Segmenten notwendigerweise "segmentkoppelnden") dorsalen Längsmuskeln als Antriebsmuskeln kann somit als die wesentliche Voraussetzung für die (fast vollständige) Unabhängigkeit der Vorder- und Hinterflügel angesehen werden. (Erst dadurch wurde andererseits eine in beiden Segmenten unterschiedliche Funktionsdifferenzierung der dlm möglich.) Der Flügelantrieb konnte (einmalig bei Pterygoten!) in beiden Segmenten gleichermaßen verstärkt werden.

Von der Odonatenkonstruktion ausgehend können die Flugapparate der Ephemeropteren (Abb. 24c) und Neopteren (Abb. 24d) — selbst wenn man nur das Antriebssystem berücksichtigt — nur schwer abgeleitet werden. Zur Herausbildung eines TWM-Systems aus dem TPM müßte z.B. der Gelenkpunkt e' des BAS zunächst (unter Schwächung des TPM) zum Fulcrum hin wandern. Eine voll funktionsfähige TWM-Schlagachse B käme aber erst dann zum Einsatz, wenn der Sklerit BAS kaudal direkt bei b artikuliert (dies entspräche der Konstellation

[1]) Eine Homologisierung des Sklerits G1 mit dem Pterale 2 (Hamilton, 1971) erscheint mir nicht begründbar.

[2]) Die auch räumlich in engeren Kontakt kommenden Flügel sind bei den Feldheuschrecken allerdings unterschiedlich spezialisiert — die Vorderflügel sind z.B. weitaus weniger an der Auftriebserzeugung beteiligt als die Hinterflügel (vgl. Weis-Fogh, 1956, l.c. S. 567). Eine andere Möglichkeit, beide dlm-Paare effektiv einzusetzen, wäre eine gegenphasische Kontraktion, doch sind mir keine Insekten bekannt, die auf dieser Basis eine besser entwickelte Flugfähigkeit erreicht haben. Bei weniger gut fliegenden Pterygoten (etwa den Plecopteren, Mecopteren und den meisten Gruppen der Neuropteroidea) ist die Kopplung der beiden Thoraxsegmente übrigens noch relativ schwach: die beiden dlm-Paare beeinflussen sich am mittleren Phragma, das einen breiteren "Gelenk"einschnitt zwischen den Terga darstellt, nur geringfügig.

bei Eintagsfliegen). Jetzt könnte (auf dem Weg zu den Neoptera) das Odonaten-Schlagscharnier a/b (und damit die Schlagachse A/B) reduziert werden; daran anschließend könnte der kaudale Artikulationspunkt des Sklerits BAS weiter nach ventral in das Pleurum (→ e") wandern (eine funktionsfähige Schlagachse A/B kann ja vorher nicht einfach "überschritten" werden). Schon für den (zunächst sicher nicht vorteilhaften) "Rückzug" aus dem einen Mechanismus, zur Erreichung des Ausgangspunktes für den anderen, fehlt ein positiver Selektionsdruck. Berücksichtigt man die hochspezialisierten Stellmechanismen der Odonaten, so erscheint diese Leserichtung noch schwerer vorstellbar.

Eine weitere (umgekehrte) Denkmöglichkeit wäre die, daß der Sklerit BAS, ausgehend von einem neopteroiden Zustand (Abb. 24d), erst bei den Vorfahren der Odonaten in den Flügel eingewandert ist. Sie ist aber ebenfalls wenig wahrscheinlich. Eine Drehachse A/B darf z.B. bei dieser Entwicklung nicht zu früh gebildet werden, da sie vom Sklerit BAS sonst nicht mehr "überschritten" werden kann. Ein funktionsfähiges Scharniergelenk a/b könnte also erst dann entstehen, wenn die kaudale Gelenkstelle e" des BAS bereits am Gelenkpunkt b angelangt ist (→ e). Daraufhin könnte das Gelenk e vom Pleurum weg in den Flügel wandern; der TWM würde dabei geschwächt, der neugebildete TPM effektiviert. Auch diese Ableitung erfordert also, wenn keine Funktionslücke entstehen soll, ein Übergangsstadium mit zwei Schlagachsen [1]); sie ist jedoch umständlicher als der direkt bei "TPM + TWM" beginnende Weg. Ausgehend von einem einachsigen System (TWM, Achse B) existiert außerdem kein ersichtlicher Selektionsvorteil, der eine Verlagerung des Sklerits BAS ("zum Zwecke einer späteren Bildung" der Schlagachse A/B) begründen könnte.

Die Ableitung der Ephemeroptera [2])

Der Schlagmechanismus der Ephemeropteren (Abb. 24c) läßt sich ebenfalls leicht vom Ur-Mechanismus "TPM + TWM" (S. 78ff.) ableiten — in diesem Fall durch Weiterentwicklung des TWM und Reduktion des TPM. Die TWM-Effektivität konnte z.B. durch membranöse Randeinschnitte auf beiden Seiten des Tergum (Tergalspalte), wenig kaudal vom Fulcrumgelenk b, gesteigert werden. Da bei den Ephemeropteren aber v.a. der mesothorakale Antrieb weiterentwickelt wurde — und zwar dadurch, daß der hinter dem Tergaleinschnitt liegende Teil des Tergum ("ScH", Scutellarhebel) stärker beweglich wurde als der davor liegende—, war dies (zwangsläufig, vgl. S. 84) gleichzeitig mit einer weitgehenden Reduktion des metathorakalen Systems verbunden. In dieser Hinsicht besteht eine Analogie zu verschiedenen neopteren Gruppen (vgl. S. 88): Der Hebelsklerit, der die Bewegung des Tergum auf den Flügel überträgt, liegt bei den Ephemeropteren nämlich nicht bei b, auf der Höhe des Fulcrum, sondern kaudal davon (der tergale Hebelpunkt ist also vom pleuralen Drehpunkt weiter entfernt). Er artikuliert mit dem Flügel in dem Bereich, in dem bei den Neopteren das Pterale 3 liegt; ein Pterale 3 ist zwar bei den Ephemeropteren nicht eindeutig abgrenzbar, sein Gebiet ist jedoch durch einen zum Fulcrum ziehenden Muskel — den Pterale-3-Muskel der Neopteren, der wohl dem fa der Odonaten homolog ist [3]) — gekennzeichnet. Somit ist der Hebelsklerit der Ephemeroptera möglicherweise dem Pterale 4 der Neopteren homolog (und nicht dem Pterale 1) — er soll im weiteren als "Pt 4" bezeichnet werden.

Bei den Eintagsfliegen führen Bewegungen des Scutellarhebels "ScH" nach oben-vorn-außen und zurück zu einem Ab- bzw. Aufschlag des Flügels um eine Schlagachse B. Die Achse B wird in diesem Fall v.a. durch ein Scharniergelenk bestimmt, das vor dem "ScH" und "Pt4" und lateral von einem Gelenksklerit $Pt1_2$ in der dorsalen Kutikula der Flügelbasis liegt (Abb. 24c). Die proximale Kante des Sklerits $Pt1_2$ bildet vorn ein Gelenk zu einem weiteren kleinen Sklerit $Pt1_1$; das $Pt1_1$ artikuliert seinerseits, mit seiner medialen Kante, am Tergalrand (der in der Abb. 24c nicht eingezeichnet ist).

Entsprechend der Bewegung des Scutellarhebels (mit einer Komponente "nach vorn"; s. Doppelpfeil in Abb. 24c) und der Ausrichtung der Schlagachse B verläuft die Grundschlagbahn des Flügels steil. Sie ist jedoch nicht unveränderlich. Der Flügel kann nämlich — mitsamt

---

[1]) Als unwahrscheinlich kann angesehen werden, daß die Schlagachse B durch Veränderung ihrer Ausrichtung direkt in die Achse A/B übergegangen ist. Außerdem existieren bei rezenten Odonaten anscheinend noch "Abkömmlinge" der Achse B (B', B").

[2]) Eine ausführliche Darstellung der Flügelmechanik der Ephemeropteren ist in Vorbereitung.

[3]) Pm_{14} bei Brodskyi, 1970.

der Schlagscharnierachse B — durch die am vorderen Teil des Skleriten BAS angreifenden Senkermuskeln (Zugrichtung s. Pfeil links in der Abb. 24c) im Fulcrum-Gelenk b um eine durch b verlaufende Hochachse (s. die senkrecht zu B stehende Punkt-Strichlinie) nach vorn gedreht werden. Je stärker diese Muskeln (in Relation zu den dorsalen Längsmuskeln — und zu den Subalarmuskeln, s. unten) kontrahiert werden, um so mehr wird die Achse B während des Abschlags um die Hochachse gedreht, um so horizontaler liegt die resultierende Schwingungsebene des Flügels. Dabei werden die Sklerite $Pt1_{1,2}$, je nach Schlagbahn, mehr oder weniger gefaltet, wobei das $Pt1_2$ sich mediad über das $Pt1_1$ bewegt. Ausgespannt begrenzen die Sklerite den Schlagbahn-Spielraum zur Vertikalen hin.

Das ephemeropteroide Antriebssystem kann durch eine Veränderung der Ausrichtung der Schlagachse B (die zu einer vertikaler gestellten Grundschlagbahn führte) sowie durch Änderungen der tergalen Mechanik (→ "ScH") leicht von einem "TMP + TWM"-Ausgangszustand abgeleitet werden. Auch hier mußten die Stellsysteme wahrscheinlich Hand in Hand mit dem Antriebssystem entwickelt werden: Eine steiler gestellte Grundschlagbahnebene ist z.B. erst dann sinnvoll, wenn der Schlagbahn-Spielraum gleichzeitig zur Horizontalen hin erweitert wird. Um dies zu erreichen, war es notwendig, den Flügelteil BAS durch eine Membranisierung auf der Höhe des Schlaggelenks a in zwei Elemente zu zerteilen. Vorderer Gelenkkopf und Sklerit BAS (bzw. seine beiden entstandenen Teile BAS_a und BAS_b) wurden auf diese Weise funktionell getrennt; jetzt konnte der (funktionslos gewordene) vordere Gelenkkopf weiter nach unten abgesenkt werden. Erst mit der Entwicklung des Membranspielraums zwischen BAS_a und BAS_b und der Reduktion des vorderen Schlaggelenks wurde es überhaupt möglich, die Zugrichtung der vorderen Senker (Basalarmuskeln) stärker zu verändern, d.h. durch eine einfache Verlagerung ihres sternalen Ursprungs schräger zu stellen, so daß sie den Flügel in der oben beschriebenen Weise (mitsamt der Schlagachse B) nach vorn bewegen konnten. Die Basalarmuskeln schlagen den Flügel außerdem wohl weiterhin um die Achse B abwärts. Der Subalarmuskel (nicht abgebildet) ist anscheinend Antagonist der Basalarmuskeln — zumindest ein Teil des mächtigen Muskels (dessen Faserverlauf sehr kompliziert ist) wirkt flügelrückziehend; bezüglich des Flügelschlags bleibt er ein synergistischer Senker.

Bemerkenswert ist, daß der Flügelteil BAS bei den Ephemeropteren im hinteren Bereich überhaupt erhalten blieb (als BAS_b) und kaudal, wie im ursprünglichen "TPM + TWM"-System, zwischen dem Flügel und dem Pleurum schmal endet, ohne dort allerdings ein eigentliches Gelenk zu bilden. Anscheinend stellt der Sklerit BAS_b ein federndes Element dar, das bei horizontaler geführten Flügelabschlägen senkrecht zur Pleuralebene nach medial abgebogen wird.

Da der tergale Hebel "ScH" beim Ephemeropterenflügel weit kaudal (am "Pt4") angreift, wurden die davor liegenden Sklerite $Pt1_1$ und $Pt1_2$ für die mechanische Führung der Schlagbahn-Stellbewegung frei. Sie ermöglichen eine Art Faltung des Flügels (s. oben), die den Flügel — im Gegensatz zur Faltbewegung bei Neopteren (s. S. 90) — nach vorn führt. Die Schlagbahn-Stellbewegung der Ephemeropteren betrifft außerdem, da die Pteralia 1 ganz proximal liegen, praktisch den ganzen Flügel; bei den Neopteren entstanden die Mittelplatten-Faltgelenke dagegen weiter distal, innerhalb des Flügels, so daß die proximalen, die Antriebskräfte übertragenden Sklerite Pterale 1 und Pterale 2 bei einer Schlagbahnänderung nicht mitbewegt werden (vgl. Abb. 24d).

In der Literatur werden die beiden vorderen Pteralia ($Pt1_{1,2}$) der Ephemeropteren oft mit dem Pterale 1 und 2 der Neopteren homologisiert (s. z.B. Matsuda, 1970; Hamilton, 1971). Da das Pterale 2 jedoch bei Neopteren dem Fulcrum aufliegt und durch ein laterales Gelenk abgegrenzt ist, das (bezogen auf die Schlagachse B) weiter distal im Flügel liegt als das laterale Gelenk des $Pt1_2$ der Ephemeropteren (durch welches die Achse B verläuft), ist diese Homologisierung wohl nicht zutreffend. Das Pterale 2 entstand — als abgrenzbarer Sklerit — erst in der Stammgruppe der Neoptera, im Zusammenhang mit der Ausbildung der Mittelplattengelenke und der Neopterie (s. S. 90f.). Das laterale Gelenk des Pterale 1_2 der Ephemeroptera ist daher eher dem lateralen Gelenk des Neopteren-Pterale 1 gleichzusetzen, so daß die beiden Pteralia $Pt1_1$ und $Pt1_2$ also gemeinsam mit dem Pterale 1 der Neoptera homologisiert werden können. Für die Homologisierung (zumindest des hinteren Sklerits $Pt1_2$) mit dem Pterale 1 der Neoptera spricht übrigens auch ein Muskel (der Pm_{10} bei Brodskyi, 1970; t-s3 bei Matsuda, 1970), der von einem proximalen Fortsatz des Gelenkstücks nach ventral zu einer

Furca-ähnlichen Bildung des Sternalbereichs zieht (Furca bei Matsuda, 1970, l.c. Fig. 43B; Fu bei Brodskyi, 1970, Fig. 4). Da diese "Furca" der Ephemeropteren mit den, nach ventral verlagerten, Pleuralarmen der Neoptera homologisiert werden kann (dafür spricht ein quer-verlaufender, unpaarer Muskel, der sich — bei Reduktion der eigentlichen Furca — als Verschmelzungsprodukt der paarigen Furca-Pleuralarm-Muskeln deuten läßt), stimmt der $Pt1_2$-Muskel bezüglich Ansatz und Ursprung mit dem Pterale-1-Muskel der Neoptera überein[1]). (Zur möglichen Homologisierung des Pt1-Muskels mit dem hca der Odonaten vgl. S. 83f.)

Der Flügelschlagmechanismus der Ephemeroptera (TWM1 mit Schlagbahnspielraum "nach vorn"; Abb. 24c) erscheint in seinen Entwicklungsmöglichkeiten — verglichen mit dem (TWM 2-) Mechanismus der Neoptera — insofern "benachteiligt" zu sein, als sich Schlagantriebs- und Schlagbahnstell-Bewegung zwangsläufig kaudal am "Pt4" wechselseitig beeinflussen. Diese Ausbildung des TWM ist jedoch als so hoch spezialisiert anzusehen, daß sie (einmal entwickelt) als Ausgangspunkt für die Evolution der anderen rezenten Systeme nicht mehr in Frage kommt. Der gegenüber den Neopteren (vgl. S. 88) grundverschiedene Flügelantrieb über das kaudale "Pt4" spricht andererseits auch gegen eine Ableitung des Ephemeropteren-Mechanismus aus einem Neopteren-ähnlichen Vorstadium. Bei einem Vergleich der Abbildungen 24c und d könnte man dennoch zu der Ansicht kommen, daß im Bereich des "Basalarsystems" homologe, synapomorphe Gemeinsamkeiten der beiden Gruppen Neoptera und Ephemeroptera existieren. So könnte die Stelle des (reduzierten) vorderen pleuralen Schlaggelenks der Ephemeropteren ((a)) z.B. mit dem Gelenk f der Neopteren gleichgesetzt werden. Dann wäre der Sklerit BAS_a mit dem bas I der Neopteren zu homologisieren, der BAS_b mit dem bas II. Dagegen spricht jedoch Verschiedenes: Wie bei den Neopteren existiert auch bei Ephemeropteren — kaudal vom mesothorakalen Stigma — ein Skleritbezirk zwischen Präscutum und Pleurum, der sog. Tergalarm (nicht eingezeichnet in der Abb 24; vgl. etwa Weber, 1933; prealare bei Snodgrass, 1935). Diese Struktur steht bei Eintagsfliegen weder mit dem Tergum noch mit dem Pleurum in direktem Kontakt und ist nur schwach sklerotisiert (aus funktionellen Gründen: die Basalarmuskeln benötigen Bewegungsspielraum nach vorn!); ventral endet sie unterhalb vom "Rest" des vorderen Gelenkkopfes. Bei den Neoptera liegt die ventrale Kontaktstelle des Tergalarms dagegen dorsal des (neugebildeten) Gelenks f (und spricht so ebenfalls für die auf S. 88f. dargelegte pleurale Herkunft des bas I)[2]). Die Stellen f und a und die Sklerite bas I und BAS_a wären demnach — wenn man von einer Homologie und stabilen Lagebeziehung der Tergalarme in den beiden Gruppen ausgeht — nicht homolog. Außerdem existiert bei den Ephemeropteren im Bereich des vorderen Gelenkkopfes noch ein pleuro-tergaler Muskel (t-p10 bei Matsuda, 1970; Pm_{11} bei Brodskyi, 1970), während die Muskulatur dieses Gebiets bei den Neopteren — im Zusammenhang mit der Bildung des Gelenks f und des Sklerits bas I — anscheinend in das Bewegungssystem der beiden Basalaria übernommen worden ist (vgl. S. 88ff.).

Erwähnenswert sind noch einige weitgehende Übereinstimmungen — v.a. im dorsalen Bereich des Sklerits BAS — zwischen Ephemeropteren und Odonaten, die durchaus synapomorph sein könnten (und damit eine nähere Verwandtschaft der beiden Gruppen begründen würden), jedoch hier vorerst als symplesiomorph gewertet werden (d.h.: es wird zunächst angenommen, daß diese Merkmale — in einem noch nicht genauer zu rekonstruierenden Vorzustand — schon bei dem hypothetischen Ur-Flugapparat der Pterygota vorhanden waren). So erstreckt sich vom proximalen Humeralplatten-Gelenk c bei Eintagsfliegen (deutlich etwa bei *Ephemera*) ein abgrenzbarer kaudaler Teil des BAS in Richtung Tergalrand, der mit großer Wahrscheinlichkeit dem Abschnitt phCP der Odonaten-Costalplatte homolog ist (in den Abb. 24a, b, c wurde sein Umriß gestrichelt angedeutet). Proximal davon liegt ein Sklerit, der mit dem (bei Odonaten verschmälerten) Randsklerit RS ho-

[1]) Bei beiden Gruppen inseriert der Muskel auf der Höhe des Tergalspaltes am Pterale $1_{(2)}$ (bei Ephemeropteren dicht beim Vorderrand des Membraneinschnittes). Da die Tergalspalte anscheinend nicht homolog sind (vgl. S. 88), ist diese Übereinstimmung als Analogie zu interpretieren.

[2]) Es ist anzunehmen, daß der Tergalarm bei Pterygoten ursprünglich vorhanden war. Bei Odonaten ist er möglicherweise zu einer Tegula-ähnlichen Struktur umgebildet (s. z.B. die Abb. 4b auf S. 442 bei Tannert, 1958: nicht näher bezeichnete Struktur vor der Hinterflügel-CP; und die Übersichtsabbildung, l.c. S. 439: Struktur frontal-medial von der Vorderflügel-CP).

mologisiert werden kann, da an seinem Kaudalrand in beiden Gruppen ein homologisierbarer Muskel inseriert (der vca; t-cx4 bei Matsuda, 1970; Pm_3 bei Brodskyi, 1970)[1]). Dieser Sklerit steht bei Ephemeropteren seinerseits über ein proximales Punktgelenk mit dem Tergalrand in Kontakt, und zwar kaudal von einem kleinen Sklerit (dem vTS der Odonaten bzw. der Subtegula der Neopteren), der sich in allen drei rezenten Gruppen aufgrund seines Muskels (tp, Abb. 2) identifizieren läßt. Durch diese "Aufhängung" wird der Sklerit BAS_a der Eintagsfliegen (der veränderten Zugrichtung der Basalarmuskeln entsprechend) auch gegenüber dem Tergum nach vorn beweglich und erhält zugleich eine Führung und Limitierung. Bei den Neopteren verlief die Entwicklung in diesem Bereich ganz anders, da der Sklerit BAS sich in dieser Gruppe (ebenfalls im Zusammenhang mit einem Funktionswechsel seiner Muskeln) durch Reduktion seiner dorsalen Anteile vollständig vom Tergum gelöst hat; in diesem Fall wurde eine pleurale Aufhängung neu gebildet (durch Abgliederung des bas I vom Pleurum), so daß die BAS- (= bas II-) Bewegung ebenfalls eine "Führung" (in diesem Fall nach medial) erhielt (vgl. unten).

Die Ableitung der Neoptera

Wie bei den Ephemeroptera ist auch der Flügelschlagmechanismus der Neoptera durch eine Verstärkung des TWM und Reduktion des TPM gekennzeichnet. Im Gegensatz zu den Eintagsfliegen liegen die Membraneinschnitte (Tergalspalte), die zur Effektivierung der Hebelbewegung im Tergalrand entstanden, jedoch weiter vorn, etwa auf der Höhe des hinteren pleuralen Flügelgelenkes b. Die tergale Aufwölbung und Abflachung wird über das dort liegende Pterale 1 auf den Flügel übertragen — auch in den Fällen, in denen (wie bei Hymenopteren, Dipteren und Lepidopteren) ein kaudal des Tergalspaltes liegender Scutellarhebel die Hebelfunktion ganz übernimmt. Tergalspalt, Scutellarhebel und Hebelsklerit sind demnach bei Ephemeropteren und Neopteren analoge Bildungen; der TWM beider Gruppen ist unabhängig von der hypothetischen Ausgangskonstruktion abzuleiten (Abb. 24a→d). (Weitere Argumente gegen eine Evolution des Antriebssystems der Neoptera aus ephemeropteroiden oder odonatoiden Systemen — oder umgekehrt gegen die Entwicklung der Flugapparate der Eintagsfliegen und Libellen aus Neopteren-ähnlichen Konstruktionen — sind in den vorhergehenden Kapiteln angeführt.)

Die Ableitung des Basalar-Systems der Neopteren erscheint auf den ersten Blick schwieriger als im Falle der Ephemeropteren, da der Sklerit BAS primär, als Bestandteil des Flügels, auf einem Kreisbogen um die Achse A/B "außerhalb" des Körpers (!) bewegt wurde (Abb. 24a und 25a), die Basalarsklerite der rezenten Neoptera dagegen in den Thorax hinein bewegt werden (Abb. 24d und 25c). Eine kontinuierliche Transformation der einen Bewegungsbahn in die andere (über funktionsfähige Zwischenstadien, d.h. ohne Funktionsstillstand) ist jedoch dann möglich, wenn man annimmt, daß der vordere Gelenkkopf durch die Bildung eines im Pleurum liegenden Gelenkes f in der Vorgeschichte der Neopteren zunehmend nach medial beweglich wurde (Abb. 25a→c). Der vordere Basalarsklerit der Neoptera (bas I) wäre dann als eine pleurale Neubildung, der hintere Sklerit bas II dagegen als Rest des (ursprünglich pteralen) BAS anzusehen (Abb. 24d). Verglichen damit erscheinen andere Denkmöglichkeiten für eine Entstehung der Neopteren-Basalaria weniger plausibel: Theoretisch könnten z.B. beide Basalarsklerite (bas I und bas II) aus dem Skleriten BAS "herausgeschält" worden sein. Wegen der oben erwähnten Schwierigkeit, die Bewegung des BAS "nach außen" kontinuierlich in eine Bewegung "nach innen" überzuleiten, ist dies jedoch wenig wahrscheinlich. Die Muskeln müßten in diesem Fall in komplizierter Weise um die BAS-Kante herum nach innen gewandert sein, was ohne drastische Funktions-Veränderung und -Schwächung (Reduktion der BAS-Bewegungsmöglichkeit) nicht vorstellbar ist. (Aus dem gleichen Grund kann auch die Entwicklung des Odonaten-BAS nicht von einer neopteroiden Form mit zwei nach innen beweglichen BAS(!)-Skleriten ausgegangen sein. Eine Umkehrung der in Abb. 25a→c dargestellten Leserichtung — c→a, mit Fortsetzung zum TPM — ist andererseits unwahrscheinlich; s. auch S. 85.) Für die oben dargestellte Neubildung des bas I aus dem Pleurum spricht aber auch die komplizierte Muskelausstattung der Neopteren-Basalaria. Neopteren besitzen näm-

[1]) Matsuda 1970, l.c. S. 120) gibt für den t-cx4 einerseits (fälschlicherweise) das Pterale 1 (hier $Pt1_1$) als Ansatzpunkt an, andererseits (für *Oligoneuriella* und *Caenis*) einen kleinen, vor dem Pterale 1 liegenden Skleriten ("supplementary plate"). Vielleicht wurde der Odonatenmuskel hca (t-cx4′) aus diesem Grund als Abkömmling des vca (t-cx4) angesehen (l.c. S. 398).

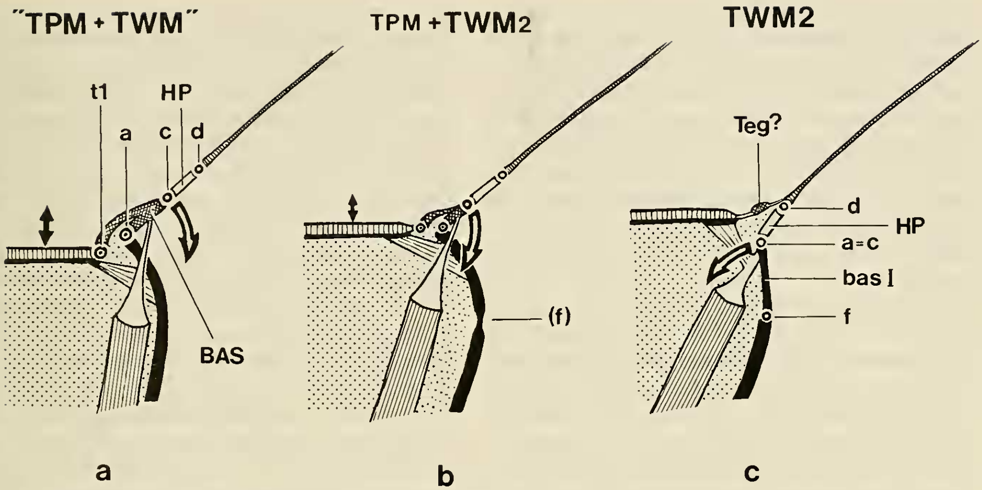


Abb. 25. Herausbildung des 1. Basalarsklerits (basI) aus dem Pleurum bei Neopteren (Querschnitte durch den vorderen Flügel- und Thoraxbereich). Der gebogene Pfeil gibt die Bewegungsrichtung des proximalen HP-Gelenkpunktes c beim Abschlag (Kontraktion des Basalarmuskels) wieder. Pleurum schwarz, Sklerit BAS gekreuzt schraffiert (weitere Sklerite zwischen BAS und Tergum in (a) und (b) weggelassen). HP in (c) nur als Sklerotisierung der Flügelunterseite (Verstärkung der Sehne des Basalarmuskels) erhalten. Teg?: Tegula, möglicherweise der letzte (dorsale) "Rest" des BAS. Vgl. auch Abb. 24.

lich Muskeln, die von den Basalaskleriten aus an das Tergum ziehen (bei Mickoleit, 1969, die Muskeln 1 und 2; bei Matsuda, 1970, t-p7, t-p9); sie setzen in manchen Gruppen (z.B. Plecopteren) noch deutlich am vorderen Basalare basI an (ursprünglicher Fall!)[1]). Weder bei Ephemeropteren noch bei Odonaten sind Muskeln vorhanden, die von einem zum BAS-Sklerithbereich gehörigen Teil aus ans Tergum ziehen; solche Muskeln wären, bei Vorliegen einer Homologie des Flügelabschnittes BAS und der Basalaria (bas I und II), zumindest für die Urform der Pterygota ("TPM + TWM") zu fordern (wo für sie allerdings keine Funktion ersichtlich ist). Interessanterweise besitzen die Ephemeropteren aber noch einen pleurotergalen Muskel (t-p10 bei Matsuda, 1970; Pm_{11} bei Brodskyi, 1970), der unterhalb von (a) — also nicht an einem Teil des BAS-Systems — entspringt (vgl. S. 87). Wahrscheinlich wurde ein entsprechender (eventuell homologer) Muskel, der ursprünglich als Verspannmuskel zwischen Pleurum und Tergum vorhanden war, im Verlauf des an der Neopterenbasis ablaufenden Prozesses der Angliederung von bas I an bas II (den Rest des Sklerits BAS) den primär nur senkend wirksamen BAS-Muskeln "hinzugefügt" (s. Abb. 25).

Im TWM-Antriebssystem der Neopteren verlor der vordere pleurale Gelenkkopf mit der Bildung des Gelenkes f seine Bedeutung — z.T. wohl auch im Zusammenhang damit, daß der vordere Tergalrand in der Tierlängsrichtung gegenüber den Basalaria beweglicher werden mußte (vgl. S. 81). Dabei kam es zu einer Reduktion dorsaler, ursprünglich mit dem Tergalrand in Beziehung stehender Bestandteile des BAS (und evtl. anderer, vermittelnder Sklerite?); nur die Tegula blieb anscheinend, als letzter Rest, bestehen (Abb. 25c[2])). Die auf die Flügelunterseite gewanderte (bzw. nur dort sklerotisierte) Humeralplatte HP überträgt bei Neopteren, wie in den anderen Gruppen, die Zugkräfte der (abschlagenden) Basalarmuskeln auf den Flügel. Sie kann als Sklerit weitgehend

[1]) Die Beziehung zum basI kann sekundär verwischt sein; die Muskelansätze sind z.B. bei Dipteren auf ein von beiden Basalaskleriten aus ins Körperinnere ragendes Apodem gewandert.

[2]) Dabei muß hier vorerst offenbleiben, ob die Tegula dem dorsalen Bereich vCP-phCP der Odonaten-Costalplatte entspricht oder dem Randsklerit RS (oder einer bei Odonaten vorhandenen Tegulaähnlichen Struktur; (vgl. Fußnote S. 87[2])). Die Sub-tegula (= vTS bei Libellen) gibt sich dagegen in allen drei Pterygotengruppen durch ihre Lage und dem Ansatz des Tergopleuralmuskels (tp) zu erkennen (vgl. S. 87f.).

verschwinden und Sehnencharakter erhalten (z.B. bei Orthopteren). Im ursprünglichen Fall (etwa bei Plecopteren) behielt die Humeralplatte proximal noch eine deutliche Beziehung zum (bei Neopteren vorn sekundär verschmälerten) Sklerit bas II bei (Abb. 24d); in anderen Gruppen besteht dagegen eine Verbindung zum bas I (wie in Abb. 25c) oder zu beiden Skleriten. Im einzelnen haben die Basalaria (wie auch ihre Muskeln) innerhalb der Neoptera starke Abwandlungen erfahren.

Reduktion des TPM (und damit des vorderen, pleuralen Schlaggelenks a), Veränderung des BAS-Systems und Verstärkung des TWM waren wahrscheinlich eng miteinander verknüpft. So konnte die Lage des Sklerits BAS (bzw. seines Restes bas II) z.B. erst nach der Reduktion des Schlagscharniers a/b verändert werden; zu einem früheren Zeitpunkt wäre eine Wanderung des kaudalen bas II-Endes zusammen mit dem Gelenk e vom Fulcrumgelenk b nach ventral (→e") nicht möglich gewesen, da die unterhalb des Sklerits BAS verlaufende Schlagachse A/B nicht überschritten werden konnte. Diese Entwicklungen standen wahrscheinlich weiterhin in einem Zusammenhang mit der Evolution einer wesentlichen Bewegungsmöglichkeit des Neopterenflügels, der Zurückfaltbarkeit in den Mittelplattengelenken ("Neopterie"). Im Gegensatz zu den Ephemeropteren, bei denen der "Scutellarhebel" weiter kaudal angreift, und der Flügel (infolge der Entlastung des Pterale 1 von der Hebelfunktion) nach vorn "faltbar" werden konnte, liegt die tergale Hebelstelle bei Neopteren auf der Höhe des Schlaggelenkes b, wodurch eine ähnliche Entwicklung von vornherein verhindert war. Stattdessen wurde in diesem Fall eine Faltmöglichkeit nach hinten evoluiert. Die dafür wesentlichen Mittelplattengelenke (zwischen Pterale 2 und Mittelplatte 1 und zwischen Mittelplatte 1 und Mittelplatte 2; in Abb. 24d gestrichelt) entstanden innerhalb des Flügels, was diese Bewegung, verglichen mit der Faltbewegung der Eintagsfliegen, mechanisch unabhängiger vom Schlagantrieb machte. Gleichzeitig wurde die Flügelbasis kaudal-medial membranisiert (vgl. Abb. 22) und gab so dem vorn mit der Mittelplatte 1 in Verbindung stehenden Pterale 3 den notwendigen Bewegungsspielraum.

Obwohl über die ursprüngliche Funktion der Neopteren-Basalaria und ihrer Muskulatur vorerst (ohne eingehenden Vergleich der verschiedenen Gruppen) noch wenig Sicheres ausgesagt werden kann, ist es wahrscheinlich, daß sie schon früh in einem Zusammenhang mit der Neopterie standen — ohne Veränderung des BAS-Systems (d.h., wenn der Sklerit BAS in der Flügelfläche "liegengeblieben" wäre), wäre die Entwicklung der Neopterie wohl nicht möglich gewesen. Die in der Abb. 25 rekonstruierte Evolution der Basalarsklerite der Neoptera zeigt, daß die Kraftrichtung der (anfangs reinen) Senkermuskeln des Sklerits BAS (Abb.25a) allmählich verändert wurde (→b→c: Entstehung einer Kraftkomponente nach medial). Die Pterale-3-Muskeln, die den Flügel in den Mittelplattengelenken zu falten vermögen, d.h., nach hinten-innen schwenken, bewegen die (frontal-medial des Falt-Drehpunkts liegende) Gelenkstelle c' des Basalarsystems aber zwangsläufig in die entgegengesetzte Richtung, nach vorn-außen, und dehnen somit die vorderen Senkermuskeln. D.h.: die Muskeln des BAS erhielten — zusätzlich zu ihrer persistierenden Funktion als Abschlagsmuskeln — eine Flügelvorziehfunktion. Die Flügelbasis mußte bei der Entwicklung der Neopterie also nicht nur im mittleren bis hinteren Bereich, sondern gleichzeitig auch vorn stärker verändert werden, da ja primär nicht nur zurück-, sondern auch vorziehende Muskeln (wenn dies auch bei einigen rezenten Gruppen nicht mehr zu erkennen ist) beteiligt waren. In der Literatur wird dagegen das Augenmerk hauptsächlich auf die Faltbarkeit des Neopteren-Flügels nach kaudal gerichtet. Als evolutiver Vorteil dieser Fähigkeit wird immer wieder angeführt, daß sie eine Flügel-Ruhelage über dem Abdomen ermöglicht, wodurch ein geringerer Körperumriß (Tarnung) und eine bessere "Versteckschlüpfrigkeit" erreicht würden (Feindschutz). Ein Selektionsdruck in dieser Richtung kann jedoch anfangs noch gar keine Rolle gespielt haben, da die Fähigkeit zur Flügelfaltung sicher sukzessiv entwickelt wurde und daher zunächst nur geringfügig war. Wahrscheinlich entstand die Neopterie dagegen als eine Möglichkeit, den Schlagbahn-Spielraum zu erweitern (nach vorn, d.h. zu horizontalen Schlagbahnen hin, durch Basalarmuskeln — nach hinten, zu steileren Schlagbahnen hin, durch Pterale-3-Muskeln). Sie diente so primär einer Verbesserung der Manövrierfähigkeit; die Funktion "Ruhefaltung" (= Extremstellung der Flügel) konnte der ursprünglichen Funktion erst später (als bereits eine weit entwickelte Neopterie vorlag) hinzugefügt werden.

Da der Flügel bei seiner Faltung nach kaudal gleichzeitig eine pronatorische Drehung

durchführt — seine (distale) Vorderkante wird bei der Bewegung in den sich vorn in einem Punkt treffenden Mittelplattengelenken zwangsläufig nach unten bewegt (in der Ruhelage ist der Flügel daher maximal proniert) — ist er bei steileren Schlagbahnen automatisch stärker proniert als bei flacheren. Dies stellte wahrscheinlich (im Zeitraum der Herausbildung der Neopterie) eine wesentliche, aerodynamisch günstige Funktionskopplung dar. Bei den rezenten Neopteren findet sich das Schlagbahn-Stellsystem (= Faltgelenk-, Pterale-3- + Basalar-System) jedoch in vielfältiger Weise abgewandelt, so daß auch einzelne Funktionen oder Funktionskopplungen sekundär entfielen. Während die ursprüngliche Funktion (Veränderung der Schlagbahn) etwa noch bei Hymenopteren, Dipteren und Lepidopteren vorhanden ist, wurde sie in anderen Gruppen (z.T. nur in einem der beiden Flügelpaare) wieder reduziert (vgl. Pfau, 1977b, 1978a; Pfau & Honomichl, 1979); die Möglichkeit der Ruhefaltung der Flügel über dem Abdomen blieb in den meisten Gruppen erhalten (Ausnahme Tagfalter). Die als ursprünglich anzusehende phasische Abschlags-Teilfunktion der Basalarmuskeln wurde in mehreren Gruppen der Neoptera beibehalten, entweder zusammen mit der Vorziehfunktion (z.B. Hinterflügel der Caelifera) oder — bei mechanischer Festlegung einer vorgezogenen Schlaglage des Flügels — als Hauptfunktion (Coleoptera). Sie konnte auch mit anderen (wahrscheinlich neuen) Funktionen kombiniert werden (z.B. im Vorderflügel der Caelifera; vgl. unten). Tonische Basalarmuskeln können dagegen als sekundäre reine Stellmuskeln mit reduzierter Antriebsfunktion, die den Flügel v.a. in einer Schlaglage halten, angesehen werden; Schlagbahnveränderungen werden in diesem Fall anscheinend durch die zum Tergum ziehende Basalar-Muskulatur (Muskeln des bas I, s. weiter oben) erreicht (vgl. Pfau, 1977 a).

Die Basalarmuskeln der Neopteren wurden bisher, aufgrund ihres vor dem Fulcrum liegenden Zugpunktes, v.a. als Pronatoren gedeutet und als solche für die Pterygoten verallgemeinert (Snodgrass, 1929, 1935). Eine pronatorische Funktion der Muskeln des BAS-Systems war nach dem hier Dargelegten aber ursprünglich in keiner der drei Pterygoten-Hauptgruppen entwickelt (und damit auch nicht bei der postulierten Ausgangsform "TPM + TWM"). Die Existenz pronatorischer Basalarmuskeln, etwa beim Feldheuschrecken-Vorderflügel (vgl. Abb. 22), kann als eine Sonderentwicklung innerhalb der Neopteren angesehen werden. Auch bei den Heuschrecken läuft der Flügel-Drehmechanismus jedoch nicht (wie Snodgrass annahm) als Antagonismus pronatorischer Basalarmuskeln und supinatorischer Subalarmuskeln, die den Flügel (als Ganzes) um das Fulcrum drehen, ab (einer solchen Bewegung steht bei Neopteren das Tergum/Pterale-1-Längsgelenk entgegen), sondern als Verwindungsmechanismus innerhalb des Flügels. Dafür mußten neue Gelenke evoluiert werden; außerdem mußte die Flügelschlagbahn (durch elastische Mechanismen) festgelegt werden, so daß die aerodynamisch ungünstige Kombination einer flachen Schlagbahn mit einer (beim Abschlag) verstärkten Pronation vermieden wurde (zu Einzelheiten der Vorderflügelmechanik der Feldheuschrecken vgl. Pfau, 1977b, 1978a, 1983; Pfau & Nachtigall, 1981).

4. DISKUSSION UND ERGÄNZUNGEN

Flügelmechanik, Muskelfunktionen und aerodynamischer Effekt

Einige Muskeln des Flugapparates der Libellen können als weitgehend reine Muskeln des Schlagantriebssystems, mit nur einer Funktion, angesehen werden. Dies gilt für den 1. Basalarmuskel bas1 (vgl. S. 50) und den 1. Dorsoventralmuskel dvm1 (mit einer Einschränkung, vgl. S. 60). Auch die zugfederartig wirkenden "Einstellmuskeln" bas2, dvm2 und tp (s.S. 45f.) sind "monofunktionell". Unter den Muskeln für Flügeldrehbewegungen und Schlagbahnänderungen sind der Fulcroalarmuskel fa (s.S. 54ff.) und der dorsale Längsmuskel dlm (S. 60f.) als weitgehend monofunktionelle Stellmuskeln anzusehen (der dlm hätte jedoch — wenn er auch außerhalb des hier postulierten Einsatzbereichs kontrahiert wäre — eine weitere Wirkung; vgl. S. 100).

Andere Muskeln sind gleichzeitig mehreren mechanischen Systemen zugeordnet ("polyfunktionelle" Muskeln). Bei zwei dieser Muskeln (sub1 und sub2; s.S. 50f.) kann man — wenn man die Hebelarme vergleicht — relativ leicht zwischen einer Haupt- und einer Nebenfunktion unterscheiden: der 1. Subalarmuskel ist in erster Linie ein Senker (mit supinatorischer Nebenfunktion), der 2. Subalarmuskel supiniert den Flügel dagegen hauptsächlich (und ist mit Nebenfunktion Senker). Schwieriger ist die Unterscheidung von Haupt- und Nebenfunktion beim vorderen und hinteren Coxoalar- und beim 3. Subalarmuskel (vca, hca, sub3). Die

beiden Coxoalarmuskeln werden hier (trotz ihrer deutlichen Aufschlagswirkung) v.a. als spezialisierte Supinations- bzw. Pronationsmuskeln der Schlagwendepunkte angesehen (andere Muskeln kommen nicht in Frage bzw. erscheinen weniger geeignet; vgl. S. 50ff.). Der wohl tonische sub3 könnte als Supinator sowohl beim Aufschlag (S. 56) als auch an der unteren Schlagwendedrehung beteiligt sein (s.S. 98); als Flügelsenker arbeitet er beim Aufschlag außerdem den Antriebsmuskeln entgegen.

Im Libellenflugapparat existieren demnach zwar mechanisch weitgehend unabhängige Bewegungssysteme für die Schlag- und Stellbewegungen (s.S. 34ff.), die vorhandene Muskulatur ist jedoch z.T. zwischen den Systemen angeordnet und bewirkt zwangsweise gekoppelte Bewegungen. Im weiteren soll zunächst die Bedeutung der funktionellen Trennung der Bewegungssysteme allgemeiner diskutiert werden (dabei werden auch die verschiedenen Möglichkeiten zur Beeinflussung der Flügelgeschwindigkeit erörtert); auf die Funktions-"Überschneidungen" der Systeme wird dann v.a. in den folgenden Diskussionskapiteln eingegangen. An verschiedenen Stellen wird auch die aerodynamische Wirkung bestimmter Muskeln diskutiert. Zu diesen (hypothetischen) Folgerungen muß gesagt werden, daß sie von einer "stationären Aerodynamik" und den dabei üblichen Kräfteparallelogrammen (vgl. Weis-Fogh & Jensen, 1956; Nachtigall, 1968; Nachtigall in Kaestner, 1972; Dubs, 1979) ausgehen; instationäre Effekte, die z.B. bei raschen Anstellwinkeländerungen auftreten können, spielen wahrscheinlich zusätzlich eine nicht geringe Rolle — ihr Anteil kann vorerst höchstens geschätzt werden (vgl. z.B. Norberg, 1975). Auch die wechselseitige aerodynamische Beeinflussung der Vorder- und Hinterflügel, neuerdings von Azuma et al. (1985) für den langsamen, stetigen Steigflug von *Sympetrum frequens* analysiert, kann hier keine Berücksichtigung finden.

Funktionelle Trennung von Flugmotor und Stellmechanismen

Zur Veranschaulichung der Bedeutung voneinander unabhängiger Antriebs- und Stellsysteme sei zunächst einmal angenommen, ein Insekt könne nur die Leistung des Schlagantriebs ("Flugmotors") durch unterschiedlich starke Muskelkontraktionen verändern. Dadurch könnte zwar die Anströmung am Flügel (die sich aus Schlagwind und Fahrtwind ergibt) und auch die am Flügel angreifende Luftkraft (L) verändert werden, jeder Schlaggeschwindigkeit käme aber nur eine bestimmte Luftkraft zu. Vortrieb (V) und Auftrieb (A), in die sich die Luftkraft zerlegen läßt, würden sich damit zwar bei einer Veränderung der Schlaggeschwindigkeit vergrößern oder verkleinern, könnten jedoch nicht unabhängig voneinander variiert werden. Das Tier wäre in seinen Flugfähigkeiten stark begrenzt, vergleichbar etwa einem einfachen Gummimotor-Flugmodell, das bei Konstanthaltung des Auftriebs (horizontaler Geradeausflug) weder beschleunigt noch verlangsamt fliegen kann. Andererseits wäre bei einem Insekt, welches nur die Flügelanstellung aktiv zu variieren vermag, und dessen Schlagantrieb konstant ist, eine ähnlich eingeschränkte Flugfähigkeit zu erwarten. Sind Flügel-Antrieb und -Anstellung dagegen beide unabhängig voneinander veränderlich — d.h., der Flügel kann in einer bestimmten Anstellung mit verschiedener Geschwindigkeit geschlagen werden und umgekehrt bei einer bestimmten Schlaggeschwindigkeit unterschiedlich angestellt sein — so erweitert sich der Spielraum der Luftkrafterzeugung beträchtlich. Größe und Richtung der Luftkraft werden weitgehend frei wählbar, die Luftkraftkomponenten A und V dadurch (bis zu einem gewissen Grad) voneinander unabhängig. Dieser Gesichtspunkt ist bisher (sicher auch wegen der nur unzureichend untersuchten Mechanik der Flügel-Stellbewegungen) kaum beachtet worden: Wilson & Weis-Fogh (1962) sahen z.B. bei *Schistocerca* (Orthoptera) die mesothorakalen Basalar- und Subalarmuskeln gleichzeitig als Abschlags-"Powermuskeln" und antagonistische Einstellmuskeln der Flügelanstellung an (gemäß Snodgrass, 1929; vgl. auch S. 91). Sie fanden also bei den direkten Senkern eine Zwangskopplung einer Antriebsfunktion mit einer Stellfunktion vor. Pronation und Supination laufen jedoch im Vorderflügel der Feldheuschrecken als Flügel-Verwindungen im Flügel, unabhängig von der Antriebsmechanik, ab und können durch einen (weitgehend) schlagneutralen Muskel (den Pterale-3-Muskel = M85) eingestellt werden (vgl. Abb.22 und Pfau, 1977b, 1978a). Auch für die Feldheuschrecken ergäbe sich demnach (bei Berücksichtigung der Vorderflügel allein) die Möglichkeit der unabhängigen Variation von Vortrieb und Auftrieb. Vom Antrieb unabhängige Systeme zur Veränderung der Flügelanstellung sind bei den besser fliegenden Pterygoten anscheinend die Regel (s. auch Abb.22; und Pfau, in Vorb.).

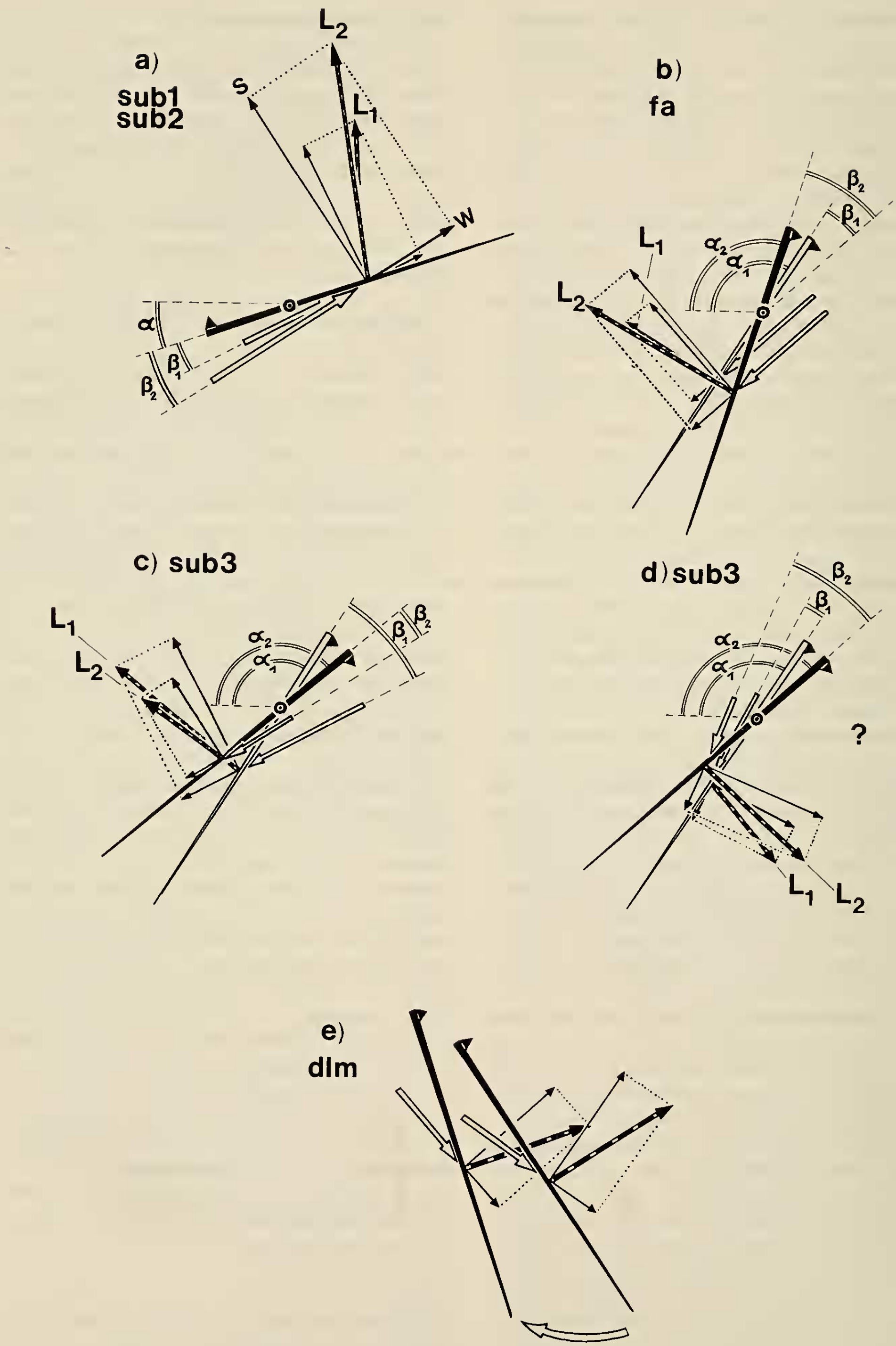
Libellen haben mehrere Möglichkeiten, die Schlaggeschwindigkeit ihrer Flügel zu steuern: Steigerungen der vom Flugmotor abgegebenen Leistung können z.B. durch kräftigere Kontraktion der Antriebsmuskeln und/oder Verstärkung durch weitere, synergistische Muskeln erreicht werden. Beim Abschlag steht allerdings nur ein einziger "reiner" Senker zur Verfügung, der bas1, während eine Kontraktion des sub1 oder sub2 gleichzeitig eine Flügel-Supination mit sich bringt. Infolge dieser Funktionskopplung erscheinen die beiden Muskeln sub1 und sub2 für eine Steigerung der aerodynamischen Abschlagswirkung in doppelter Hinsicht geeignet — sie erhöhen einerseits die Abschlagsgeschwindigkeit (v.a. der sub1) und wirken andererseits gleichzeitig der (dadurch verstärkten — s.S. 51) passiven Pronation entgegen (v.a. der sub2), wodurch der aerodynamische Anstellwinkel vergrößert oder gleichgehalten wird (vgl. Abb.26a). Theoretisch könnte die Libelle daher entweder mit dem einen direkten (reinen) Senker bas1 (und mehr oder weniger großem aerodynamischen Anstellwinkel, bestimmt durch den sub2) oder allein mit dem anderen, starken Senker sub1 (der den Anstellwinkel selbst, "automatisch", groß hält) fliegen. Eine Erhöhung der Geschwindigkeit des aufschlagenden Flügels kann wohl nur durch eine stärkere Kraftentwicklung im dvm1 erreicht werden (der teil-synergistische hca kommt wahrscheinlich, aufgrund seiner Drehwirkung im Abschlagsdrehbereich, erst am oberen Schlagwendepunkt ins Spiel — der vca aus entsprechenden Gründen am unteren; vgl. S. 50f., S. 95 und S. 97f.). Drosselungen des Flugmotors sind andererseits durch kleine, tonische Zusatzmuskeln ("Zugfeder"-Antagonisten) möglich (S. 45f.). Eine Verringerung der Flügel-Abschlagsgeschwindigkeit kann durch den dvm2 bewirkt werden; der bas2 (und auch der sub3) wirkt entsprechend auf den aufschlagenden Flügel. Die Schlagamplitude wird durch diese Muskeln demnach entweder oben oder unten gekürzt; außerdem könnten Phasenverschiebungen zwischen dem rechten und linken Flügel entweder erzeugt oder ausgeglichen werden. Die Wirkung der tp auf die Flügelgeschwindigkeit ist dagegen komplexer. Diese Muskeln beeinflussen sowohl den Aufschlag als auch den Abschlag; sie sind jeweils in der ersten Schlagphasenhälfte Antagonist, in der zweiten Synergist der (jeweiligen) Antriebsmuskeln. In welcher Weise dies äußerlich zum Ausdruck kommt, hängt sicher wesentlich von der zeitlichen Entwicklung der Kraft in den Powermuskeln ab.

Diese Steigerungs- und Drosselungsmöglichkeiten des Libellen-Flugmotors ergeben einen weiten Spielraum der Luftkrafterzeugung nach beiden Seiten hin, einerseits bei der symmetrischen Krafterzeugung, andererseits auch (bis zu einem gewissen Grad; vgl. S. 43 und S. 45f.) bei rechts-linksseitig asymmetrischen Steueraktionen. Das sind Möglichkeiten, die für derartig hoch spezialisierte Lufträuber sicher von größter Bedeutung sind.

Veränderung der Flügelanstellung in den beiden Schlagphasen

Die beiden mechanisch ganz unterschiedlichen Drehbereiche des Flügels sind in der mittleren Anstellung durch Anschläge voneinander getrennt (s.S. 46ff.). Die Supinatoren des Abschlagsdrehbereichs können daher nicht in den Aufschlagsdrehbereich "hinüberwirken" und umgekehrt der Pronator des Aufschlagsdrehbereichs nicht in den Abschlagsdrehbereich. Es ist andererseits (aus energetischen und — da ungünstige Flügelverformungen die Folge wären — wohl auch aerodynamischen Gründen) nicht wahrscheinlich, daß den Flügel entgegengesetzt verwindende Muskeln gleichzeitig aktiv sind, da der Flügel dabei von vorn und hinten unter Spannung gesetzt würde (eine bereits vorhandene Verwindung würde jedoch nicht rückgängig gemacht). Drehungen in Richtung Anstellextrem können demnach erst dann beginnen, wenn die Verwindung im anderen Drehbereich bis zum Anschlag (0°) zurückgenommen ist. Diese Rückdrehungen im einen Drehbereich, und anschließenden Vorwärtsdrehungen im anderen, spielen sich an den Schlagwendepunkten ab und werden z.T. durch spezielle Muskeln, z.T. aber auch durch passive Kräfte, beeinflußt (s.S. 97f.). Innerhalb der Schlagphasen werden wahrscheinlich andere Muskeln für Anstelländerungen eingesetzt, wobei jedoch für einzelne Muskeln vorerst nicht klar entschieden werden kann, ob sie mehr der Einstellung der Flügelanstellung in der Schlagphase oder mehr der Beeinflussung der Drehgeschwindigkeit am Schlagwendepunkt dienen. Für diese Muskeln sollen daher beide Möglichkeiten erörtert werden.

Muskeln zur Vergrößerung des aerodynamischen Anstellwinkels. — Der 2. Subalarmuskel (sub2) wird wahrscheinlich (in Anbetracht seiner gleichzeitigen Abschlagsfunktion) phasisch


a)
sub1
sub2
L2
S
L1
W
α
β1
β2
b)
fa
β2
β1
L1
α2
α1
L2
c) sub3
L1
L2
α2
α1
β1
β2
d) sub3
β2
β1
α2
α1
?
L1
L2
e)
dlm

beim Abschlag eingesetzt. Theoretisch könnte er auch phasisch beim Aufschlag kontrahiert werden; er wäre dann aber lediglich ein Synergist des bas2 (s.S. 45), da er die Flügelanstellung im Aufschlagsdrehbereich wohl nicht zu beeinflussen vermag (s.S. 56)[1]). Der 2. Subalarmuskel besitzt einen großen Hebelarm zur Drehachse des Abschlagsdrehbereichs und einen kleinen zur Schlagachse. Da bei einer Kontraktion des Muskels beim Abschlag eine Flügel-Supination mit einer Erhöhung der Flügelgeschwindigkeit einhergeht, wird die aerodynamische Wirkung des Abschlags in zweifacher Hinsicht gesteigert (vgl. S. 93 und Abb. 26a). Zusammen mit dem 1. Subalarmuskel eingesetzt (bei dem die Abschlagswirkung größer, die Supinationswirkung dagegen kleiner ist als beim sub2), ergibt sich eine Möglichkeit zur Erweiterung des Bereichs der Luftkrafterzeugung (vgl. S. 92f.).

Im Gegensatz zum sub1 und sub2 erscheint der vca für eine positive Veränderung der Luftkraft in einem mittleren Abschlagsabschnitt weniger geeignet zu sein, da er den Flügel gleichzeitig abbremsen und den Effekt des vergrößerten aerodynamischen Anstellwinkels vermindern (oder aufheben) würde (vgl. auch S. 51). Der vierte Flügel-Supinator, der sub3, könnte theoretisch (phasisch kontrahiert) den aerodynamischen Anstellwinkel beim Abschlag vergrößern und würde dabei (wie der sub1 und sub2) gleichzeitig die Schlaggeschwindigkeit erhöhen. Dieser Muskel ist jedoch vergleichsweise schwach und wird hier — da er mit großer Wahrscheinlichkeit tonisch ist und (als einziger Muskel) den Cubitalsektor supinatorisch zu bewegen vermag — der Aufschlagsphase und dem Aufschlagsdrehbereich zugeordnet (vgl. S. 56 und weiter unten).

Der Fulcroalarmuskel (fa) vergrößert den aerodynamischen Anstellwinkel beim Aufschlag. Ein Hinüberwirken in den Abschlagsdrehbereich wird als unwahrscheinlich angesehen, da die Muskelwirkung durch den pronatorischen Anschlag des Cubitalsektors begrenzt ist; im Abschlagsdrehbereich wird der RAP-interne Muskel (infolge der beweglichen Aufhängung seines Ursprungs — genau am Gelenk p2 der RAP-Drehachse P2/C4) als Ganzes zusammen mit der RAP bewegt, so daß hier den Muskel dehnende Gegenkräfte fehlen (vgl. S. 55f.). Im Gegensatz zum sub2 des Abschlagsdrehbereichs ist der fa schlagneutral. Möglicherweise muß daher bei einer Änderung seiner Kontraktionsstärke auch die Schlaggeschwindigkeit des Flügels verändert werden (entsprechend wie beim sub2, der die Geschwindigkeit "automatisch" vergrößert); bei Zunahme der fa-Kraft könnte dies z.B. durch dvm1-Verstärkung (oder schwächere Kontraktion des bas2) erreicht werden.

Muskeln zur Verkleinerung des aerodynamischen Anstellwinkels. — Der 3.Subalarmuskel (sub3) ist als tonischer Muskel in der Aufschlagsphase wirksam und beeinflußt die Flügel-

[1]) Auf eine phasische Kontraktion des sub2 beim Abschlag deutet auch ein Ausschalt-Experiment von Neville (1960) hin.

Abb. 26. Schemata zur Luftkrafterzeugung. — (a) Vergrößerung des aerodynamischen Anstellwinkels (β), des Anström-Vektors und der Luftkraftresultierenden (L) bei Kontraktionsverstärkung des sub1 oder sub2 in der Abschlagsphase. Der geometrische Anstellwinkel α wurde hier unverändert belassen. Dies beinhaltet die Annahme, daß (v.a. im Falle einer sub1-Kontraktion) das passiv-pronatorische Drehmoment (hervorgerufen durch den größeren Windfahneneffekt bei größerer Flügelgeschwindigkeit) das supinatorische Drehmoment (bedingt durch die Muskelkontraktion) gerade kompensiert (vgl. auch S. 50f.); (b) Verkleinerung von α und damit verbundene Vergrößerung von β und L bei Kontraktionsverstärkung des fa in der Aufschlagsphase. Der Anströmvektor wurde unverändert belassen; (c) Verkleinerung von β, L und Anström-Vektor (bei gleichzeitiger Richtungsänderung desselben — als Folge der Schlagverlangsamung) durch verstärkte sub3-Kontraktion in der Aufschlagsphase; (d) Möglichkeit der Rücktriebssteigerung bei sehr starker sub3-Kontraktion und Anströmung der Flügelunterseite in der Aufschlagsphase. Dabei wurde angenommen, daß die Luftkraft L, trotz verringerter Anströmgeschwindigkeit, durch die Vergrößerung von β größer wird. Die Vergrößerung von β ist sowohl durch die supinatorische Flügeldrehung als auch durch die Richtungsänderung der Anströmung bedingt. Wegen der Erzeugung von Abtrieb ist es fraglich, ob (d) beim Flug zum Einsatz kommt; (e) Zwei Phasen der Vorschwingbewegung (des Anisopteren-Vorderflügels) am Ende des Abschlags. Die Abb. verdeutlicht die Möglichkeit der Erzeugung von Rücktrieb durch den dlm.

α geometrischer Anstellwinkel (Winkel zwischen einer Frontalebene und dem Flügel); β aerodynamischer Anstellwinkel (Winkel zwischen Luftanströmung und Flügel); L Luftkraftresultierende; S Seitkraft; W Widerstand. Das schwarze Dreieck an den Flügelquerschnitten kennzeichnet die Vorderkante und Oberseite.

anstellung dort (sobald der 0°-Anschlag des Abschlagsdrehbereichs erreicht ist — vgl. S. 98) durch eine supinatorische Bewegung des Cubitalsektors (s.S. 56). Theoretisch wäre der Muskel damit als Antagonist des fa anzusehen; es ist jedoch fraglich, ob er als solcher auch eingesetzt wird (d.h., ob er zu gleicher Zeit wie der fa kontrahiert wird), da er den Flügel ja vor allem dann zu supinieren vermag, wenn die pronatorischen Gegenkräfte gering sind. Der sub3 verwindet den Flügel in Richtung zur aerodynamischen Null-Anstellung (tangentiale Anströmung) hin, vielleicht sogar darüber hinaus (→ Anströmung der Flügelunterseite). Während durch den fa (v.a.) die Vortriebswirkung vergrößert wird (s. Abb. 26b und weiter unten), wird sie durch den sub3 verkleinert — bei gleichzeitiger Verringerung der Aufschlagsgeschwindigkeit (vgl. S. 56; Abb. 26c)! Erreicht der Flügel, bei Anströmung der Flügelunterseite, negative Anstellwinkel, so kann evtl. sogar Rücktrieb erzeugt werden (Abb. 26d). Da Flügelaufschläge mit wenig oder ohne Vortriebswirkung (oder mit Rücktrieb) wahrscheinlich beim langsamen Flug und Rüttel- bis Rückwärtsflug eingesetzt werden, ist zu erwarten, daß der sub3 v.a. in diesen Flugsituationen kontrahiert wird (zusammen mit dem dlm? Vgl. S. 100).

Bei Libellen liegt damit eine getrennte Einstellmöglichkeit der Flügelanstellung in der Ab- und Aufschlagsphase vor, die für die Manövrierfähigkeit der Tiere sicher von großer Bedeutung ist. Da die Grundschlagbahnebene des Flügels durch ein Scharniergelenk (p1/p2) festgelegt ist, wird der Flügel beim Ab- und Aufschlag in der weitgehend gleichen Bahn bewegt (vgl. S. 43f.). Daraus ergibt sich für die beiden Schlagphasen (bei positivem aerodynamischem Anstellwinkel) eine ganz unterschiedliche Ausrichtung der auf dem Flügel stehenden Luftkraftresultierenden (s. Kräfteparallelogramm der Abb. 26a und b); bei Zerlegung von L in A und V wird ersichtlich, daß beim Abschlag mehr Auftrieb als Vortrieb erzeugt wird, beim Aufschlag dagegen mehr Vortrieb als Auftrieb. Ausgestattet mit der Fähigkeit, die Flügelanstellung in den beiden Schlagphasen unabhängig zu bestimmen, können Libellen daher entweder die Auftriebs- oder die Vortriebserzeugung betonen (oder natürlich auch beide zugleich, und dies entweder rechts-linksseitig symmetrisch oder asymmetrisch[1])) — wiederum eine wesentliche Möglichkeit zur Erweiterung des Spielraums der Luftkrafterzeugung!

Die den aerodynamischen Anstellwinkel vergrößernden Muskeln sub2 und fa besitzen beide (im mittleren Abschnitt ihrer Schlagphase) anscheinend keinen Muskel-Antagonisten — ihr "Gegenspieler" ist jeweils die den Flügel (passiv) zur Anströmung hin drehende Luft (vgl. S. 51, 55). Diesem Gesichtspunkt wurde wohl bisher deshalb keine Beachtung geschenkt, weil die Verwindungsmechanik (und -muskulatur) bei keiner Gruppe genauer untersucht war und somit auch Informationen über die genaue Lage der Flügeldrehachse(n) fehlten. Die in der vorliegenden Arbeit dargestellten Befunde zeigen, daß im Odonatenflügel die Achsen beider Drehbereiche so liegen, daß sich die Hauptflügelfläche — und damit (wie bei einer Wetterfahne) auch der aerodynamische Druckpunkt — jeweils hinter der Achse befindet. Aufgrund dieses "Wetterfahneneffekts" wird der aerodynamische Anstellwinkel des Flügels bei Änderung der Anströmung gewissermaßen selbsttätig in einem günstigen Bereich gehalten. Größere Anstellwinkel müssen jeweils aktiv, mit Muskelkraft (gegen die Luft), erzeugt werden.

In beiden Schlagphasen ist der Flügel verwunden, und zwar so, daß er distal stärker proniert oder supiniert angestellt ist als proximal. Hierin könnte eine Anpassung an die sich von proximal nach distal ändernde Richtung und Geschwindigkeit der anströmenden Luft gesehen werden: Da die Flügel-Umfangsgeschwindigkeit nach distal zunimmt, ändern sich auch Winkel und Stärke der aus Fahrtwind und Schlagwind resultierenden Anströmung zur Flügelspitze hin; dies wird durch die Verwindung des Flügels möglicherweise (zumindest zum Teil) kompensiert, so daß der aerodynamische Anstellwinkel unterkritisch bleibt. Im Abschlagsdrehbereich wird der Flügel deutlich geringer verwunden als im Aufschlagsdrehbereich. In Übereinstimmung damit scheint zu

---

[1]) Für unilaterale Veränderungen der Flügelanstellung scheint v.a. der schlagneutrale fa geeignet zu sein, da bei einer einseitigen Kontraktionsänderung der Flügelschlag des anderen Flügels nicht beeinflußt wird. Jedenfalls nicht direkt: wird durch die Korrektur der Flügelanstellung gleichzeitig die Flügelgeschwindigkeit (passiv, durch die geänderte Anströmung) verändert, so ist natürlich der andere Flügel — indirekt, über die tergale Kopplung - mitbetroffen.

stehen, daß die Abschlagsgeschwindigkeit des Flügels kleiner ist als die Aufschlagsgeschwindigkeit (vgl. den Film von v. Holst, 1950; Nachtigall in Kaestner, 1972; Savage et al., 1979, nach Daten von Norberg, 1975).

Da das Ausmaß der Flügelverwindung von zahlreichen Kräften abhängt (von den Stellmuskeln und von der Luftanströmung direkt — von den Antriebsmuskeln, welche über die Veränderung der Flügel- und Fluggeschwindigkeit die Anströmung verändern, indirekt), läßt das äußerliche Bild eines mehr oder weniger verwundenen Flügels (Abb. 27) für sich keine Rückschlüsse auf den Kontraktionszustand der Muskeln zu. Es ist außerdem noch völlig offen, in welcher Weise sich der Flügel genau bei unterschiedlichen aktiven und passiven Kräften verwindet (und sonst verformt). Hier können in Zukunft nur experimentelle Untersuchungen, die zahlreiche Faktoren berücksichtigen, eine weitere Aufklärung erbringen.

Schlagwendepunkte

Norberg (1975) kam zu dem Ergebnis, daß ein großer Teil der Auftriebskräfte beim Libellen-Rüttelflug von den Wendepunktsdrehungen des Flügels herrührt. Der aerodynamische Mechanismus ist jedoch bisher weitgehend unbekannt. Möglicherweise wird der sog. "flip mechanism" (Weis-Fogh, 1973) genutzt[1]). Savage et al. (1979) wiesen dagegen auf andere Mechanismen hin: die Autoren zeigten anhand von Modellexperimenten, daß bei rüttelfliegenden Libellen die Supination der unteren Schlagwendepunktsdrehung — über Wirbelbildung bzw. Sogwirkung an der hinteren und vorderen Flügelkante — einen großen Anteil an der Auftriebserzeugung hat.

Aktive Wendepunktsdrehungen haben wohl zumindest die Bedeutung, daß der Flügel möglichst rasch in eine der Abschlags- oder Aufschlagsanströmung "angepaßte" Anstellung geschwungen wird und so schon von Beginn an in der Schlagphase Luftkräfte erzeugen kann — ein rein passives Umschwingen würde wahrscheinlich Verluste mit sich bringen. Andererseits kann die Flügeldrehgeschwindigkeit durch eine spezialisierte "Wendepunktsmuskulatur" variiert werden, so daß Phasenunterschiede der Flügel beider Seiten erzeugt (oder ausgeglichen) werden können; dies dürfte für Steueraktionen von Bedeutung sein.

Für die Pronation der oberen Schlagwende steht den Libellen (nach Ausschluß des bas1 — vgl. S. 50) nur der im Abschlagsdrehbereich pronatorische, wahrscheinlich phasisch-aktive

[1]) Dabei könnten elastische Verspannungen im Flügel (z.B. bei früher Kontraktion des hca) eine Rolle spielen. Ein in beiden Hälften der Schlagwendedrehung den Flügel entgegengesetzt verwindender, einen bistabilen Effekt erzeugender Muskel (vgl. Pfau & Nachtigall, 1981: Subalarmuskel im Vorderflügel von *Locusta*) war bei Libellen jedoch nicht nachweisbar.



Abb. 27. Männchen von *Aeshna cyanea* im Rüttelflug. Man beachte den stark supinatorisch verwundenen, aufschlagenden rechten Hinterflügel sowie den weit vorgeschwungenen, am Abschlagsende befindlichen rechten Vorderflügel.

hca zur Verfügung (s.S. 44, 50). Der Muskel besitzt zusätzlich eine Aufschlagswirkung. Am Auf-Abschlags-Umkehrpunkt kontrahiert, bewirkt er demnach — da er auch die Aufschlagsbewegung des Flügels fortsetzt und die obere Amplitude vergrößert — für sich wohl keine wesentlich beschleunigte Pronationsdrehung[1]). Schnellere Drehbewegungen des Flügels sind deswegen aber nicht ausgeschlossen; sie könnten durch einen (gegenüber der hca-Kontraktion) verfrühten Einsatz der Abschlags-Antriebsmuskeln erreicht werden. Dabei würde der aufschlagende Flügel zunächst abgebremst und dann abgeschlagen; der sich (spät) kontrahierende hca würde weniger schnell verkürzt (isometrische Kontraktion), so daß der Flügel rascher ("auf der Stelle") proniert würde. Wahrscheinlich wird der Muskel sub2 erst nach dem hca, innerhalb der Abschlagsphase, kontrahiert (vgl. S. 93ff.); bei frühzeitigem Einsatz könnte er allerdings ebenfalls an der Wendepunktsdrehung beteiligt sein — er würde in diesem Fall den Drehwinkel und die Drehgeschwindigkeit (im Abschlagsdrehbereich) verkleinern.

Der vca wird hier als Supinator der unteren Schlagwende betrachtet (s.S. 51). Da der Muskel (der wie der hca medial von der Schlagachse am Flügel angreift) zusätzlich eine Aufschlagsfunktion besitzt, bremst er den Flügel bei seiner Kontraktion ab (im Gegensatz zum hca, s. oben). Der Flügel wird dadurch schnell, praktisch auf der Stelle, bis zum 0°-Anschlag des Abschlagsdrehbereichs hin supiniert (die Muskelwirkung wird wohl dadurch noch gesteigert, daß der vca bis zum Ende der Schlagphase durch die Abschlagsbewegung gedehnt wird — dies steht wiederum im Gegensatz zum hca). Eine verlängerte Wendedrehung (bei gleichzeitig weiter fortgesetztem Flügelschlag — wie sie der hca allein bewirken kann, s. oben) kann durch einen schwächeren Einsatz des vca und wohl auch durch stärkere (bzw. späte) Kontraktion von Abschlagsmuskeln erreicht werden. Der Muskel sub3 vermag (als tonischer Muskel) die Supination des unteren Schlagumkehrpunktes fortzusetzen (Zugfederwirkung mit beginnendem Aufschlag; vgl. S. 56). In diesem Fall wären die Kräfte zweier gleichsinnig drehender Muskeln aus verschiedenen Drehbereichen (vca, sub3) hintereinandergeschaltet. Würde der Supinator des Abschlagsdrehbereichs (vca) dagegen nicht kontrahiert, so würde der sub3 — infolge seines Hebelarms zur Drehachse P2/C4 — zu Beginn des Aufschlags auch den ersten Teil der Drehung übernehmen. Für den Muskel fa muß ebenfalls eine Beeinflussung der unteren Wendepunktsdrehung erwogen werden: der Muskel würde (bei tonischer Kontraktion oder im Falle eines frühen phasischen Einsatzes) entsprechend wie der sub2 (vgl. oben) den Drehwinkel und die Drehgeschwindigkeit des Flügels (in diesem Fall im Aufschlagsdrehbereich) verkleinern. Setzt der Muskel fa dagegen phasisch erst sehr spät ein, so wäre er an der oberen Wendepunktsdrehung — wiederum nur in dem zum Aufschlagsdrehbereich gehörigen Teil der Drehung — pronatorisch beteiligt.

Demnach besitzen die Odonaten mit den Muskeln hca und vca eine spezialisierte Muskulatur für die Flügeldrehbewegungen des oberen und unteren Schlagwendepunkts. Da außer diesen Muskeln aber noch weitere beteiligt sein können (fa, sub2, sub3), und auch passive Kräfte sicher eine nicht unwesentliche Rolle spielen, kann im einzelnen mit sehr komplexen Kraftbeziehungen und vielfältigen Bewegungsabläufen gerechnet werden.

Funktionsmorphologische und experimentelle Untersuchungen weisen neuerdings auch für andere Insektengruppen darauf hin, daß den Schlagwendepunktsdrehungen (oder zumindest einer von beiden, also entweder der pronatorischen oder der supinatorischen Drehung) eine größere Bedeutung zukommt. Bei *Locusta* ist z.B. die Pronation des oberen Schlagumkehrpunktes in vielfältiger und komplexer Weise aktiv beeinflußbar (Pfau, 1977b, 1978a, 1983; Pfau & Nachtigall, 1981, s. Fußnote S. 97). Hier spielen drei Muskeltypen (Basalarmuskeln, Subalarmuskel und Pterale-3-Muskel) eine Rolle und können, je nach Kontraktionskraft und -zeitpunkt, die Drehbewegung modifizieren; die als wesentliche "Initiator"-Pronatoren eingesetzten Basalarmuskeln sind in diesem Fall gleichzeitig starke Senker des Flügelantriebssystems (vgl. dazu auch S. 91 und Abb. 22). Die Supination des unteren Schlagwendepunkts läuft dagegen bei *Locusta* (und auch bei *Cetonia* und *Geotrupes*; vgl. Pfau & Honomichl, 1979) in relativ einfacher Weise, weitgehend passiv, ab: sowie der Flügel langsamer wird und pronierende Kräfte abnehmen, schwingt er in eine elastisch bedingte supinierte Grundanstellung zurück. Demgegenüber sind die Dipteren (*Cal-*

[1]) Im Insekten-Flugfilm von v. Holst (1950) zeigt der linke Vorderflügel der Libelle (anscheinend *Aeshna juncea* L.) eine solche, einen größeren Abschnitt der Aufschlagsphase einnehmende "verlängerte" pronatorische Wendepunktsdrehung.

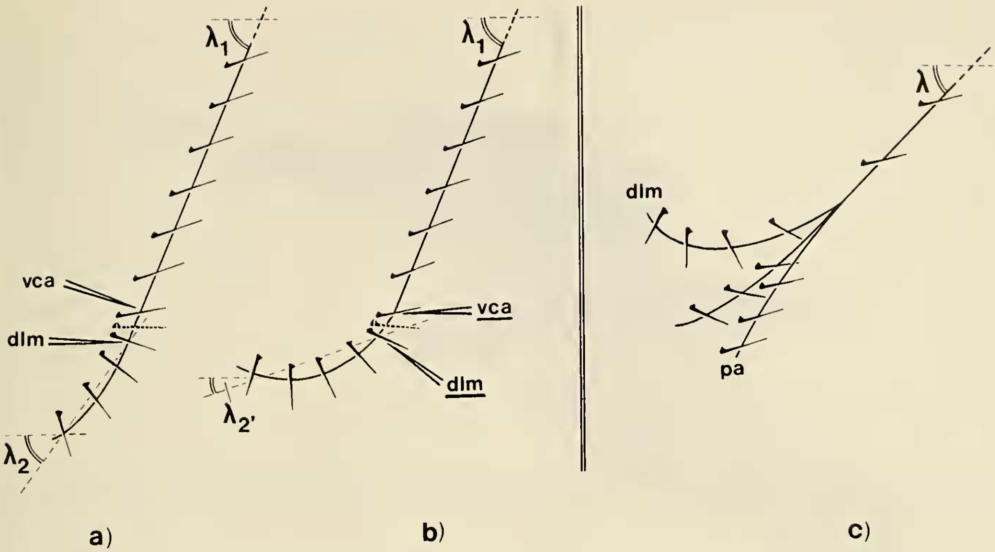


Abb. 28. Grundschlagbahnebene und Möglichkeiten zur Schlagbahn-Veränderung beim Vorderflügel der Anisopteren (a,b) und der Zygopteren + Anisozygopteren (c). In (a) und (b) wurde die postulierte "Vorbereitung" der Vorschwingbewegung — durch Kontraktion des vca vor dem dlm (s. S. 60f.) — illustriert; (a) Schwache Kontraktion des dlm (evtl. zusätzlich schwache vca-Kontraktion) → großer Schlagbahnwinkel λ_2 am Ende des Abschlags (der Flügel schwingt etwa in der Fortsetzung der Grundschlagbahn aus); (b) Starke Kontraktion des dlm (und vca) → kleiner Winkel λ_2 am Abschlagsende; (c) Schema der Wirkung des dlm und pa bei Zygopteren und Anisozygopteren (vgl. S. 61).

liphora) anscheinend wie die Libellen in der Lage, auch am unteren Umkehrpunkt des Schlags einen Wendepunktsmuskel (Supinator) einzusetzen ($pt4_1$ in Abb. 22); bei rein tonischer Kontraktion würde dieser Muskel allerdings — entsprechend wie der sub3 der Odonaten — erst zu Beginn des Aufschlags wirksam (vgl. Pfau, in Vorb.). Die bisherigen Befunde zeigen also, daß bei den Pterygoten mehrere, ganz unterschiedliche Wendepunkts-Mechanismen evoluiert wurden.

Veränderung der Schlagbahn

Das Flügel-Vorschwingen ist von anderen Bewegungen abhängig (vgl. S. 57ff.). Es kann z.B. erst dann beginnen, wenn der Flügel sich in einer bestimmten Anstellung (0° = "zwischen" den Drehbereichen) befindet. Ist er proniert angestellt, muß dem Vorschwingen demnach eine Supination vorausgehen; ein Überlappen der Vorgänge würde beide Bewegungen "schwergängig" (weniger effektiv) machen. Die Funktion der tergalen Hebelkette ist andererseits von der sich im Schlagablauf verändernden Ausrichtung der Scharnierachse C2/C4 abhängig und kann erst in der unteren Hälfte des Schlags "ablaufen"; vorher ist ein vollständiges Vorschwingen des Flügels, bis hin zum Anschlag der dhCP an der phCP, nicht möglich. Beim Aufschlag schließlich verhindert der starke indirekte Heber dvm1 ein Vorschwingen — ein (phasischer) Einsatz des dlm kann daher in dieser Phase als unwahrscheinlich angesehen werden. Der Kontraktions-Zeitpunkt der dorsalen Längsmuskeln läßt sich also auf den unteren Abschlagsabschnitt, anschließend an eine supinatorische Drehung bis 0° (vca), eingrenzen; dabei ist zu erwarten, daß die durch den dlm bewirkte Schlagbahnänderung je nach der Kontraktion des Supinators verschieden ausfällt (vgl. S. 60f. und Abb. 28a, b). Dieses (aus der Mechanik erschlossene) zeitlich enge Zusammenwirken der beiden Muskeln dlm und vca erklärt möglicherweise einen Irrtum Neville's (1960): Neville beobachtete, daß die Flügelbasisplatten RAP und CP am Abschlagsende auseinanderweichen und schrieb dies (aufgrund der etwa gleichzeitig stattfindenden, die vca-Kontraktion anzeigenden Bewegung des Randsklerits RS nach ventral) einer Kontraktion des Muskels vca zu (wobei er sich allerdings z.T. widersprüchlich äußert — s. Anm. 17, S. 116).

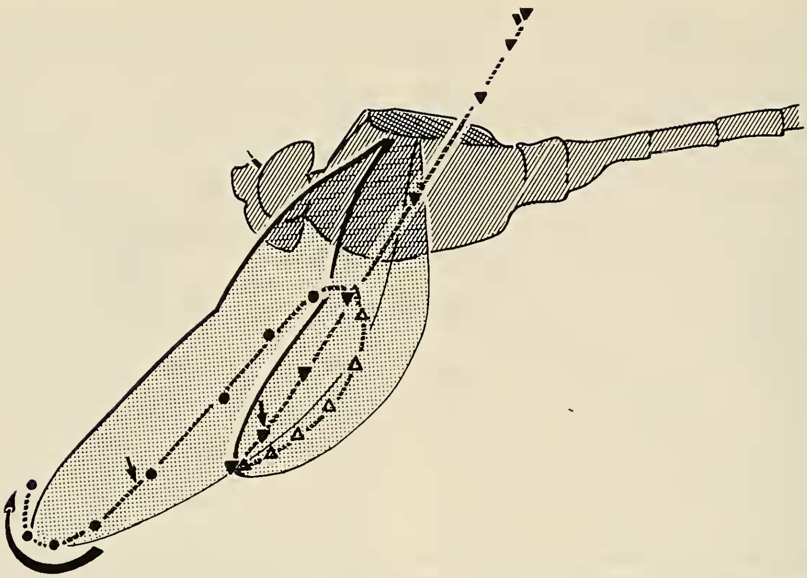


Abb. 29. Flügel-Vorschwingen bei *Aeshna cyanea* (nach einer Sequenz des Films von G. Rüppell, 1981; Tier in Großaufnahme, Abdomenende außerhalb des Bildes). Eineinhalb aufeinanderfolgende Schläge des linken Vorderflügels eines rüttelfliegenden Männchens sind dargestellt: ▼ Abschlag 1, △ Aufschlag 1, ● Abschlag 2 (Flügelspitzenbahn). Da das Tier danach eine Roll- und Gierbewegung durchführte, konnte der folgende Aufschlag nicht mehr verfolgt werden. Der Flügelumriß wurde nur für beide Abschlags-Endpunkte (für denselben Vorderflügel) ausgezeichnet, der Hinterflügel wurde weggelassen. Die Pfeile kennzeichnen den jeweiligen Beginn der Supinationsdrehung. Die Abstände zwischen den letzten vier Punkten des 2. Abschlags sind perspektivisch verkürzt, da der vorschwingende Flügel schließlich nach innen-oben (vom Betrachter weg) ausschwingt. Die in diesem Fall einseitig (links) durchgeführte Steueraktion wirkte anscheinend einem Wegdrehen des Tiers nach rechts entgegen (die dorsalen Längsmuskeln dlm sind bei nur ein-seitig weit abschlagendem Flügel v.a. auf der Seite der großen Amplitude wirksam; vgl. S. 58). Schlagfrequenz ungefähr 31 Hz; Bildfrequenz 460 Bilder/sec.

Der dlm, der ein Auseinanderweichen der Basisplatten allein zu bewirken vermag, wurde von Neville jedoch nicht berücksichtigt.

Die aerodynamische Wirkung einer am Abschlagsende zunehmend horizontal und dann auch nach oben führenden Flügelbahn könnte in einer Veränderung der Ausrichtung der Luftkraftresultierenden L, die mehr und mehr nach oben und dann auch nach hinten zeigt, gesehen werden (Abb. 26e). Dadurch würde zunehmend Rücktrieb erzeugt, was bedeuten würde, daß der dlm beim Abbremsen des schnellen Vorwärtsflugs oder beim Rüttel- und Rückwärtsflug eingesetzt wird; die in der Abb. 30 nach Schnappschüssen umgezeichneten Momentaufnahmen freifliegender Tiere, sowie Abb. 29, eine Szene aus einem Libellenflugfilm von Rüppell, können als Belege dafür angesehen werden. Das Flügel-Vorschwingen ist, aufgrund der schräg zur Flügelfläche stehenden Achse C2/C4, mit einer supinatorischen Bewegungs-Komponente verknüpft, die dafür sorgt, daß die Anstellung im Verlauf der Vorschwing-Bewegung allmählich verändert wird (vgl. Abb. 26e und 28 und S. 59). Dies könnte als eine automatische Anpassung an die sich gleichzeitig ändernde Richtung der Luftanströmung interpretiert werden. Das auf das Vorschwingen folgende Zurückschwingen des Flügels soll hier nicht näher untersucht werden; in diesem Fall ist die weniger stabile Flügelhinterkante "führend". Für die Beurteilung des daran anschließenden (eigentlichen) Aufschlags ist wesentlich, ob der dlm phasisch kontrahiert wurde oder tonisch ist. Ein tonischer dlm würde beim Aufschlag (v.a. zu Beginn, da die dlm-Wirkung später "gesperrt" ist) dem dvm1 antagonistisch gegenüberstehen (vgl. S. 60; Abb. 9e, f); er würde die Aufschlagsgeschwindigkeit verringern, da ein Teil der dvm1-Kraft gegen den dlm aufgewandt werden müßte. Auf einen Schlagabschnitt mit Rücktriebserzeugung (Vorschwin-

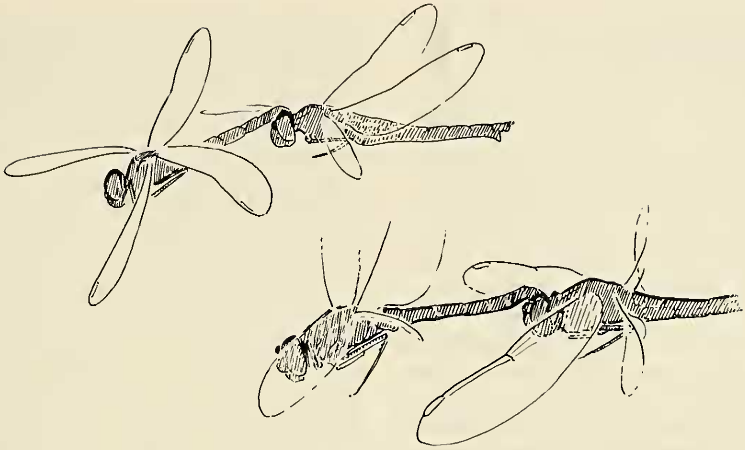


Abb. 30. Eierlegende *Sympetrum striolatum* — langsamer Manövrierflug auf engem Raum (nach geblitzten Aufnahmen). Beim oberen Paar zeigt das Männchen, beim unteren das Weibchen weit vorgeschwungene Vorderflügel.

gen) würde also eine Phase mit verminderter Vortriebswirkung (Aufschlag) folgen.

Verglichen mit Zygopteren und Anisozygopteren (vgl. S. 61f.) sind die Anisopteren sicher darin als abgeleitet zu betrachten, daß Veränderungen der Schlagbahn nur beim Vorderflügel stattfinden können; nur der Mesothorax besitzt einen kräftigen dlm, nur beim Vorderflügel ist im Gelenk c2/c4 ein weites Vorschwingen möglich. Im Metathorax ist der dlm bis auf ein winziges Längsmuskel-Rudiment, das an einem sehr kurzen Hebelapodem angreift, reduziert; das Metatergum ist außerdem kaum verformbar, die Beweglichkeit des Flügels im c2/c4-Gelenk stark eingeschränkt. Der Muskel pa fehlt bei Anisopteren in beiden Segmenten. Bei den Zygopteren und bei der Gattung *Epiophlebia* können dagegen Vorder- und Hinterflügel eine Vor-Zurückschwingbewegung ausführen, der Hinterflügel allerdings mit einer stark abweichenden Mechanik und einem gegenüber dem Mesothorax "umgekehrten" Muskelantagonismus. In beiden Thoraxsegmenten stehen pro Flügel (den dvm1 nicht gerechnet) zwei antagonistische Muskeln zur Verfügung (dlm und pa). Dies deutet darauf hin, daß bei diesen Libellen der Schlagbahnwinkel λ der Vorder- und Hinterflügel — ausgehend von einer gegenüber Anisopteren mehr horizontal stehenden Grund-Schlagbahnebene (vgl. S. 43f.; Abb. 28) — nach beiden Seiten hin verändert werden kann. Eine Vergrößerung des Winkels würde mehr Vortrieb erbringen, eine Verkleinerung mehr Auftrieb bis Rücktrieb. Beim Anisopteren-Vorderflügel, dessen Grund-Schlagbahnebene steiler steht, ist dagegen nur eine Verkleinerung von λ möglich (vgl. auch S. 109f.)[1]).

Sensorische Kontrolle und Flugsteuerung

Über die Sinnesorgane des Flug-Steuerungssystems der Libellen existieren bisher nur wenige experimentelle Untersuchungen. Sie betreffen v.a. Rezeptoren aus nicht-thorakalen Körperbereichen, z.B. Rezeptoren im Halsbereich und Augen (Mittelstaedt, 1950), Windrezeptoren am Kopf (Sveshnikov, 1973) und Antennen (Gewecke et al., 1974).

Im folgenden sollen einige Überlegungen zur funktionellen Bedeutung der hier untersuchten Flügel-Mechanorezeptoren angeschlossen werden. Da diese bis jetzt nur auf die funktionsanatomische Analyse und relativ wenige elektrophysiologische Ableitungen (v.a. Summenableitungen) gegründet werden können, müssen sie als vorläufig angesehen werden. Für weitere Aufschlüsse sind v.a. Untersuchungen an ein-

[1]) Der Muskel fa kann nicht als ein Antagonist des dlm betrachtet werden, da er beim Vorschwingen (ähnlich wie beim Flügelschlag oder bei der Pronation im Abschlagsdrehbereich, vgl. 55f.) als Ganzes zusammen mit der RAP bewegt wird (auch die Auslenkung des Fulcrum — vgl. S. 58 f. — dehnt den Muskel höchstens minimal). Der fa ist bei Anisopteren außerdem im Metathorax (in dem der Vorschwing-Mechanismus reduziert ist!) normal entwickelt.

zelnen Sensillen notwendig; auch Ableitungen an vor dem Windkanal fliegenden Tieren müßten durchgeführt werden.

Die im Kapitel 2 (S. 62ff.) dargestellten Befunde zur Beanspruchung der Mechanorezeptoren lassen darauf schließen, daß sowohl das Chordotonalorgan als auch die beiden Reihen campaniformer Sensillen für die Kontrolle der Flügeldrehbewegungen um die Längsachse eingesetzt werden; andere Bewegungen zeigen dagegen keinen Einfluß auf die Rezeptoren, jedenfalls keinen direkten. Beide Rezeptorsysteme werden in beiden Drehbereichen zugbeansprucht, das CH bei den Drehungen von den Anstellextremen (S_{max} oder p_{max}) zur mittleren Anstellung (0°) hin, die Kutikula der CF1,2-Gebiete dagegen bei Flügeldrehungen in die entgegengesetzte Richtung (CF1: 0° nach p_{max}; CF2: 0° nach S_{max}). Die elektrophysiologischen Untersuchungen ergaben, daß im Falle der campaniformen Sensillen anscheinend nur diese Zugbeanspruchungen der Kutikula (in Längsrichtung der Kutikulargruben) zur Erregung führen, während für das CH sowohl Dehnungen als auch Entdehnungen reizwirksam sind. Das deutet (ebenso wie auch das stark unterschiedliche Erregungsmuster der CH- und CF-Sensillen) darauf hin, daß sich die beiden Rezeptorsysteme funktionell ergänzen (jedoch nicht auf einfache Weise, d.h. nach Drehbereich und Drehrichtung).

Die Ableitungen weisen auf eine unterschiedliche Spezialisierung der etwas 50 Einzelscolopidien des Chordotonalorgans hin. Da das Organ in den beiden Drehbereichen nicht symmetrisch beansprucht wird (s. Abb. 16, 17), könnten die verschieden großen Dehn-Entdehngeschwindigkeiten zur Erregung unterschiedlicher Einzelsensillen führen und damit eine sensorische Trennung der Drehbereiche ermöglichen. Vielleicht sind die Drehbereiche aber auch dadurch getrennt, daß der ventrale CH-Ansatz im Abschlagsdrehbereich in einer etwas anderen Ebene bewegt wird als im Aufschlagsdrehbereich (vgl. Abb. 17a), so daß — je nach Ausrichtung — nur ganz bestimmte Einzelscolopidien oder Scolopidialbündel gedehnt bzw. entdehnt werden[1]). Weiterhin kann man annehmen, daß durch die Dehnungen andere Sensillen erregt werden als durch die Entdehnungen (u.U. eine zweite Sinneszelle im selben Scolopidium?[1])), wodurch auch der Drehsinn kodiert wäre. Einige Ableitungen deuten sogar darauf hin, daß bestimmte Sensillen (oder Sensillengruppen) nur in relativ kleinen Winkelabschnitten innerhalb der Drehbereiche ansprechen (Abb. 19f) oder nur durch ganz bestimmte Dehn- bzw. Entdehngeschwindigkeiten erregt werden (s. die "on-off"-Spikes in den Abb. 18c—e und 19b).

Zur Aufklärung der unterschiedlichen Sensillen-Spezialisierungen müßten Untersuchungen durchgeführt werden, die auch die komplizierte Transformation des Reizes zum CH berücksichtigen, d.h., die tatsächliche jeweilige Einwirkung auf das CH in Rechnung stellen. Selbst bei äußerlich einfachen Reizen kann aus der Drehgeschwindigkeit ja keinesfalls direkt auf die Dehn- bzw. Entdehngeschwindigkeit des Rezeptors geschlossen werden (s. Abb. 17b). So wird die Flügel-Drehbewegung im Abschlagsdrehbereich nur stark untersetzt auf den (kleineren!) Hebel vCH weitergegeben — sie wird nicht 1:1 in die für die CH-Beanspruchung wesentliche CoS-Bewegung umgesetzt, da Flügel und RAP auch als Ganzes bewegt werden (vgl. S. 47ff.). Elastische Kräfte wirken zusätzlich modifizierend; die Flügelverwindungen werden z.B. zu den Extremen p_{max} und S_{max} hin zunehmend durch in der Kutikula entstehende Gegenkräfte erschwert (s.S. 49f., 53f.). Aus diesen Gründen ist zu erwarten, daß das CH (unter der Voraussetzung einer konstanten Drehkraft) bis p_{max} relativ langsam und geringfügig entdehnt wird und von da an, bis 0° zurück, eine etwas schnellere Dehnung (bis hin zum Längen-Maximum) erfährt. Die Entdehnung im Aufschlagsdrehbereich ist wohl anfangs noch schneller, wird aber dann zum Verwindungsextrem S_{max} hin wieder langsamer; hier ist das Organ am Endpunkt stärker verkürzt als bei p_{max} im Abschlagsdrehbereich. Bei der Zurückdrehung zur 0°-Anstellung beschleunigen dann wieder, wie im Abschlagsdrehbereich, elastische Kräfte. Nicht nur die Drehbereiche wären demnach verschieden ("asymmetrisch"), sondern in ihnen jeweils auch die Dehn- und Entdehnvorgänge der Hin- und Zurückdrehung. An den Stellen maximaler äußerer Geschwindigkeit der Sinusdrehungen (0°, Abb. 17b) gehen die Längenänderungen des

[1]) Eine elektronenmikroskopische Untersuchung (Risler in Vorb.) ergab inzwischen, daß die Scolopidien in verschiedenen Bündeln zusammengefaßt vorliegen. Es zeigten sich dabei auch morphologische Unterschiede zwischen den Scolopidien, die meist nur eine, in einigen Fällen aber auch zwei Sinneszellen enthalten.

Rezeptors jeweils auf Null zurück. Für die natürlichen 0°-Durchgänge der Schlagwendepunkte ist außerdem zu erwarten, daß dort auch die Drehkräfte klein werden; die Anschläge zwischen den Drehbereichen bedingen ja, daß verschiedene Muskeln nacheinander kontrahiert werden müssen, wenn die ganze Drehung aktiv vollzogen werden soll[1]) (vgl. S. 46f.). Möglicherweise sind dies Eigenschaften des Systems, die zur Schonung des bei 0° maximal gedehnten CH beitragen.

Die stark phasischen Sensillen des Chordotonalorgans sind (nach dem oben Dargestellten) nicht nur in der Lage, anzuzeigen, daß Anstellwinkeländerungen stattfinden, sondern könnten darüber hinaus auch Informationen über Drehbereich und -richtung sowie Geschwindigkeit und Dauer liefern. Damit würden sowohl Änderungen der Kontraktion der Drehmuskeln (Pronatoren, Supinatoren) als auch Änderungen der Luftanströmung (auftretende Wirbel beim Abreißen der Strömung etc.!?) registriert. Diese Informationen des CH sind im gedehnten Zustand des Organs (um 0°) anscheinend besonders genau — hier werden die meisten Impulse abgegeben, das Organ reagiert auch äußerst empfindlich. Möglicherweise ist der 0°-Durchgang der Schlagwendepunkte demnach ein wesentlicher Bezugspunkt für die Muskeleinsätze. Da die schnellen Schlagwendepunktsdrehungen des Flügels andererseits wie es scheint an der Luftkrafterzeugung beteiligt sind (Norberg, 1975; Savage et al., 1979), wäre ihre sensorische Kontrolle auch direkt für die Steuerung der Luftkräfte von Bedeutung. Genauere Messungen der Anstellung im 0°-Bereich könnten außerdem beim Segeln wesentlich sein (s. weiter unten). Die große Bedeutung der Flügel-Chordotonalorgane für den Flug konnte durch Ausschaltexperimente, die an frisch gefangenen Tieren im Freiland durchgeführt wurden, demonstriert werden: Bei diesen Versuchen wurden die CH bei verschiedenen Großlibellen (*Aeshna cyanea*, *Anax imperator*, *Orthetrum cancellatum*) in allen vier Flügeln durch Abtrennung von ihren ventralen kutikulären Ansatz-Stiftchen außer Funktion gesetzt. Die mit einer feinen Nadel vorgenommenen Eingriffe, die nur winzige äußere Verletzungen (fast ohne Austritt von Gewebsflüssigkeit) mit sich bringen, hatten deutliche Veränderungen des Flugvermögens zur Folge: entweder stürzten die Tiere beim Abflug sofort in Spiralen zu Boden oder sie waren (zwei von insgesamt sechs Exemplaren) nur noch zu einem langsamen, stetigen Steigflug in der Lage.

Die langen Reihen der dicht aneinanderschließenden campaniformen Sensillen auf der Oberseite der RAP, über die bei den Flügeldrehungen von 0° nach S_{max} bzw. p_{max} Zugspannungen anscheinend von proximal nach distal hinweglaufen (s.S. 64ff. und S. 72ff.), könnten genauere Informationen über Drehbereich, Drehablauf und geometrische Flügelanstellung (im ganzen Winkelbereich) liefern. Wahrscheinlich werden die einzelnen Sensillen nacheinander und jeweils nur in einem kleinen Winkelabschnitt der Drehung erregt. Der Drehbereich würde durch die betroffene Reihe (CF1 oder CF2) angezeigt, die Geschwindigkeit der Drehung durch die Abfolge des Erregungsbeginns der Sensillen, wobei das zuletzt gereizte Sensillum den erreichten Winkelort wiedergeben würde[2]). Bei den Rückdrehungen zur 0°-Anstellung werden die (nur bei Drehung nach p_{max} bzw. S_{max} erregten) Sensillen wohl in umgekehrter Folge "abgeschaltet" — mit ähnlichen Möglichkeiten des Informationsgewinns. Das (im Gegensatz zum CH) phasisch-tonische Muster der Einzelsensillen enthält jedoch wahrscheinlich noch weitere Informationen. So bleiben die den Drehvorgängen und erreichten Anstellungen entsprechenden Sensillenerregungen für eine bestimmte Zeit "stehen", wodurch statische Anstellungen — Flügelanstellungen beim Segeln (s. weiter unten) oder auch die Ruhe- und Startbereitschafts-Anstellung (s.S. 56) — perzipiert werden könnten. Darüber hinaus ist evtl. sogar die Messung der aktiven und passiven Kräfte möglich, die — je nachdem, ob sie von proximal oder distal aus, oder auch von beiden Seiten (entgegengesetzt oder gleichsinnig), wirken — unterschiedliche Zugspannungen in der RAP erzeugen[3]). Ausgangs- und Endzustand und zeitliche Entwicklung der bei einer Flügeldrehung auftretenden kutikulären Spannungen (und der sie verursachenden Kräfte) würden

[1]) Dieser Gesichtspunkt wurde in der Abb. 17b nicht berücksichtigt.

[2]) Das (schmale) CH erscheint dagegen für genaue Winkelmessungen der Flügelanstellung wenig geeignet.

[3]) Dadurch könnten z.B. auch Überbeanspruchungen der Kutikula angezeigt werden: bei stärkerem Wind stellen Libellen, v.a. die großflügligen Aeshniden, das Fliegen ein oder weichen in ruhigere Zonen aus.

sich im Verhalten der einzelnen Sensillen und im Gesamtverhalten der Reihen ausdrücken (vgl. dazu auch Pfau, 1983, S. 75). Die große Anzahl und enge Stellung der Sensillen und ihre wahrscheinlich überlappenden Bereiche deuten dabei auf einen großen Dynamikbereich für geringe Anstellwinkel- bzw. Kraftänderungen und auf eine hohe Meßgenauigkeit hin. Proximal sind beide Sensillenreihen deutlich verbreitert (Abb. 11, 12). In dieser Region, die hier dem 0°-Anstellbereich zugeordnet wird, liegen die meisten Sensillen; sie adaptieren anscheinend weniger rasch als die distal liegenden Sensillen der extremen Anstellungen (vgl. S. 73). Dies könnte für eine genauere (feiner gestufte) Registrierung mittlerer Flügelanstellungen (und ihrer Kräfte), etwa beim Segelflug, sprechen; die längere "Gebrauchszeit" der Information würde damit übereinstimmen. (Die extremen Flügelanstellungen, p_{max} oder S_{max}, treten dagegen sicher nur innerhalb der Schlagphasen auf und sind — verglichen mit statischen Anstellungen des Segelflugs — von kurzer Dauer.) Außerdem sind — ähnlich wie beim CH — im 0°-Bereich der Schlagwendepunktsdrehungen besonders genaue Messungen möglich.

Funktionsmorphologische und elektrophysiologische Untersuchungen an *Locusta* haben ergeben, daß auch hier die Flügeldrehbewegungen durch Dehnungsrezeptoren (im Mesothorax ein Streckrezeptor und ein Chordotonalorgan) perzipiert werden können (vgl. Pfau, 1978b, 1983). Beide Rezeptoren sind in einer mittleren Flügelanstellung maximal gedehnt (für den Streckrezeptor konnte dies durch Längenmessungen und elektrophysiologische Ableitungen belegt werden). Die Dehnungsrezeptoren des Vorderflügels von *Locusta* stimmen also in dieser Hinsicht mit dem CH der Libellen auffallend überein (der Streckrezeptor feuert allerdings nur bei Dehnung) — beide sind aber mit Sicherheit nicht dem Libellen-CH homolog! Für die Felder campaniformer Sensillen in der Flügelbasis anderer Pterygoten ergab sich aus funktionsmorphologischen Untersuchungen, daß sie ebenfalls als Meßsysteme der Flügelanstellung eingesetzt werden könnten (vgl. Pfau & Honomichl, 1979: verschiedene Felder in der Flügelbasis von *Cetonia* und *Geotrupes*; Pfau, 1983: Sensillen in der ventralen Basis der Subcosta von *Locusta*[1])). Ein elektrophysiologischer Nachweis war in diesen Fällen jedoch noch nicht möglich.

Evolution

Evolution der Flugapparate und Cladogenese der Pterygoten

Die Flügel-Antriebssysteme der drei Pterygoten-Hauptgruppen konnten zwanglos (d.h. über funktionsfähige Zwischenstadien) von einer Ausgangskonstruktion abgeleitet werden, welche die beiden rezent verwirklichten Antriebsprinzipien TWM und TPM noch in sich vereinte (Kap. 3; Abb. 24). Von diesem Urflugapparat "TPM+TWM" ausgehende Effektivierungen des Flügelantriebs erscheinen nur möglich, wenn entweder der TWM- oder der TPM-Anteil seine Antriebsfunktion verliert, das verbleibende System dagegen weiterentwickelt wird. Damit einhergehend konnten einzelne Bestandteile des von der Antriebsfunktion "befreiten" Teilsystems — in allen drei Pterygotenlinien — für die Entwicklung von Stellmechanismen genutzt werden. Sie wurden wohl (da eine Antriebssteigerung nur dann vorteilhaft ist, wenn auch die Manövrierfähigkeit verbessert wird) gleichzeitig und in wechselseitiger Abstimmung mit dem jeweiligen Antriebssystem evoluiert. Bei der Reduktion (bzw. Transformation) des einen Teilmechanismus, und der Effektivierung des anderen, wurde in allen drei Entwicklungslinien nur eine der beiden ursprünglichen Schlagachsen in das neue Antriebssystem einbezogen, die andere wurde entweder aufgegeben oder (modifiziert) in das Stellsystem übernommen.

Odonata. — Bei den Odonaten wurde der TPM-Flügelantrieb weiterentwickelt und der TWM-Anteil reduziert; Vorder- und Hinterflügel konnten damit unabhängig werden. Der Vor- und Zurückschwingmechanismus ging (mit unterschiedlichem Ergebnis in beiden Segmenten) aus dem TWM hervor; er ist damit — ebenso wie der Flügelverwindungsmechanismus im Abschlagsdrehbereich (s.S. 83) — als eine Autapomorphie der Odonaten zu betrachten. Dagegen handelt es sich beim Verwindungsmechanismus des Aufschlagsdrehbereichs möglicherweise um eine Plesiomorphie.

[1]) Gettrup (1966) konnte bei *Schistocerca* einen Einfluß entsprechender (in der Subcosta-Basis liegender) Sensillen des Hinterflügels auf die Anstellung des Vorderflügels nachweisen (intersegmentaler Reflex).

Ephemeroptera. — Die Ephemeropteren effektivierten den TWM, bei gleichzeitiger Reduktion des TPM. Da der TWM hier weit kaudal am Flügel angreift und zu einer steilen Grundschlagbahnebene führt, mußte in dieser Gruppe gleichzeitig eine Flügelbeweglichkeit nach vorn (für flachere Schlagbahnen) entwikkelt werden: Die Zugrichtung der Basalarmuskeln wurde verändert; im Zusammenhang damit wurde die (ursprünglich einheitliche) Unterseite des Sklerits BAS zweigeteilt — dabei verloren beide Teile (BAS_a und BAS_b) ihre Verbindung zum vorderen Gelenkkopf. Die vor dem verbliebenen Schlaggelenk b (und proximal vom tergalen Schlagscharnier) liegenden Pteralia 1 konnten als Führungselemente der Schlagbahn-Stellbewegung eingesetzt werden.

Neoptera. — Die Neopteren beschritten ebenfalls den Weg der TWM-Weiterentwicklung; die tergale Hebelstelle des Flügels wurde jedoch weiter vorn (auf der Höhe des Fulcrum) ausgebildet. Da ein effektiver Flügelschlag bei dieser Anordnung eine geringere Hebelbewegung des Tergum als bei den Ephemeropteren erfordert, war die Entwicklung einer mehr horizontal stehenden Grundschlagbahn der Flügel von vornherein begünstigt. Im Zusammenhang damit (und wohl auch mit der Reduktion des TPM, welcher primär steilere Schlagbahnen ermöglichte; vgl. S. 80f.) wurde die Neopterie, die Beweglichkeit des Flügels nach kaudal, zur Erzeugung steilerer Schlagbahnen evoluiert. Das BAS-System des "TPM+TWM" wurde (durch Einbeziehung eines pleuralen Elements und Reduktion der tergalen Verbindungen) stark abgewandelt; die Antriebsmuskeln des BAS (die vorderen direkten Senker) erhielten eine zusätzliche Funktion als Vorziehmuskeln im Schlagbahn-Stellsystem.

Für die drei rezenten Pterygotengruppen ergeben sich drei verschiedene systematische Gliederungsmöglichkeiten (vgl. etwa Hennig, 1969). Es wurde der Versuch unternommen, synapomorphe Gemeinsamkeiten der Flugapparate zu finden, die eine nähere Verwandtschaft zweier Gruppen belegen könnten. Die Schlag- und Stellsysteme erwiesen sich jedoch in den drei Gruppen als grundsätzlich verschieden und alternativ — es war nicht möglich, zwei Gruppen von einer nur ihnen gemeinsamen Ausgangsform abzuleiten oder Gründe dafür zu finden, daß ein rezenter Flugapparat-Typ selbst als präadaptiv für die Entwicklung eines anderen anzusehen ist. So spricht z.B. gegen die zunächst naheliegende Ableitung der Ephemeroptera und Neoptera (beide mit TWM-Antrieb) von einer nur ihnen gemeinsamen Ausgangsform, daß in beiden Gruppen unterschiedliche Gebiete des Tergalrandes für die Flügelhebelung spezialisiert sind[1]). Es ist daher anzunehmen, daß der TWM-Anteil ursprünglich (beim Ausgangsmechanismus "TPM+TWM") noch relativ schwach entwickelt und uneffektiv war; die Hebelzone des Tergum für den TWM war wahrscheinlich zu Beginn noch langgestreckt, so daß beide Entwicklungslinien (und auch die zu den Odonaten führende Linie) unabhängig davon ausgehen konnten.

Dagegen war die Rekonstruktion eines allen drei Gruppen gemeinsamen "Urflugapparates" durchführbar. Daraus kann man den Schluß ziehen, daß die effektiveren Flugapparate (TPM, TWM1 und TWM 2; Abb. 24) in den drei Pterygotenlinien getrennt (unabhängig) entwickelt wurden; d.h., die Evolution ging in den einzelnen Stammgruppen jeweils von einem noch ähnlichen System ("TPM+TWM") aus. Das stark umstrittene Problem der stammesgeschichtlichen Aufspaltung der Pterygoten (vgl. etwa Hennig, 1969; Kristensen, 1975; Matsuda, 1981) erscheint demnach mit Hilfe des Flugapparates nicht lösbar. Die Möglichkeit, alle rezenten Flugapparate von einer Ausgangskonstruktion abzuleiten, spricht aber andererseits für die Monophylie der *Pterygota (*vgl. Fußnote S. 76f.), und somit dafür, daß die Flugfähigkeit der Insekten nur einmal entstanden ist!

Die von Matsuda (1981) vorgebrachten Argumente für eine polyphyletische Entstehung der Pterygota und ihrer Flugfähigkeit beruhen großenteils auf Voraussetzungen, die (nach den hier vorgelegten Ergebnissen) einer Korrektur bedürfen (vgl. dazu auch S. 35f.). In seiner ablehnenden Einstellung gegenüber Verfechtern monophyletischer Gruppenbildungen und hypothetischen Rekonstruktionen von Ahnformen übersieht Matsuda auch, daß selbst di- oder polyphyletische Systeme, falls sie sich begründen lassen, in jeder einzelnen Linie wieder monophyletisch sind, was bedeutet, daß jetzt Rekon-

[1]) Die Konvergenz der beiden TWM-Systeme läßt sich mit Hilfe der Hebel-Pteralia ("Pt4" bzw. Pt1) begründen: die Sklerite liegen verschiedenen Bereichen der Flügelbasis an und sind durch direkt oder in ihrer Nähe ansetzende, nicht-homologe (!), Muskeln gekennzeichnet (s. auch S. 85 und S. 86f.).

struktionen von mehreren "hypothetical common ancestors" notwendig werden. Die Argumente Matsuda's (auf die ich im weiteren eingehen möchte) vermögen eine polyphyletische Entstehung der Pterygota jedoch nicht zu sichern, so daß die Frage nach den verwandtschaftlichen Beziehungen der Pterygoten-Hauptgruppen (also nach der Abfolge der ersten Aufspaltungen) immer noch offen ist.

Im Gegensatz zur Ansicht Matsuda's existieren keine prinzipiellen Schwierigkeiten, die Flugapparate der Odonaten, Ephemeropteren und Neopteren von einer gemeinsamen Ausgangskonstruktion abzuleiten. Die Merkmale, die Matsuda zur Begründung einer getrennten Evolution der Odonata aus Machiliden-ähnlichen Vorfahren anführt (1981, S. 391), stellen, wie er selbst weiß (l.c. S. 391 unten), vorerst reine Ähnlichkeiten dar; es konnten keine Argumente dafür angeführt werden, daß sie echte Synapomorphien sind, also auf einen nur diesen beiden Gruppen (den Machiliden und Odonaten) gemeinsamen Vorfahren zurückgehen. Das als besonders wesentlich erachtete Merkmal "large compound eyes" (l.c. S. 391) erscheint z.B. wenig überzeugend (nicht überzeugender jedenfalls als etwa die borstenförmige Fühlergeißel der Palaeoptera, s. Hennig, 1969); andere Merkmale ("four intratergal apophyses", "pseudoprescutum", "median lobe of labium") müssen — im Hinblick auf ihre Homologie und Verbreitung — überprüft werden (vgl. dazu auch Kristensen, 1975). Die von Matsuda auf Seite 390f. aufgeführten, die Odonaten allein auszeichnenden Merkmale des Flugapparates (die nach seiner Ansicht für eine unabhängige Entwicklung der Libellen sprechen) sind nur zum Teil als autapomorph anzusehen, so etwa das Merkmal "Synthorax"[1]) oder auch das Merkmal Nr. 2: "dorsal extension of the mesepisternum...". Dagegen beruht die Annahme, daß nur bei den Odonaten zwei "Humeralplatten" existieren, auf nicht korrekten Homologisierungen (s. dazu auch S. 41), bzw. darauf, daß offensichtlich nicht damit gerechnet wurde, daß ein Teil des Basalare ursprünglich im Flügel "inkorporiert" vorgelegen haben könnte. Über das Vorhandensein eines dem Pterale 1 homologen Sklerits äußert sich Matsuda widersprüchlich (vgl. 1981, S. 391 oben und S. 392 oben; oder 1970, 1979)[2]). Das Fehlen des 2. und 3. Axillarsklerits bei Odonaten erscheint andererseits nicht verwunderlich; diese Sklerite sind erst mit dem Entstehen der Neopterie in "typischer" Ausprägung zu erwarten — sie fehlen damit bei Odonaten und Ephemeropteren von vornherein (vgl. S. 83f., 86f., 90). Die von Matsuda weiter angeführten Autapomorphien sind entweder problematisch (die hintere Kappensehne und das Fehlen des Subalare; vgl. dazu S. 41) oder können, wie die doppelte pleurale Flügelartikulation (vgl. S. 78ff. und 82ff.) oder das Vorhandensein bzw. Fehlen verschiedener Muskeln, als Plesiomorphien angesehen werden. Zur Beurteilung der Thorax-Muskulatur der Odonaten äußert sich Matsuda allerdings nur vage. Einige dieser Muskeln sind (bei Berücksichtigung der in der vorliegenden Arbeit begründeten neuen Homologievorstellungen) nicht mehr als Odonaten-autapomorph anzusehen, bei anderen ist die Homologie noch unklar (dies betrifft auch einige der auf S. 393 bei Matsuda aufgeführten, die Ephemeropteren und Odonaten unterscheidenden Muskeln und Muskelfunktionen, die jetzt durchaus anders interpretiert werden können). Der Verlust mehrerer Muskeln bei Odonaten erscheint mir übrigens nicht verwunderlich — er wird im Zusammenhang mit der Effektivierung und Ökonomisierung des TPM-Flugapparates verständlich (auch innerhalb der Neoptera kam es in mehreren Linien zu Vereinfachungen und Reduktionen!); im einzelnen muß aber noch untersucht werden, welche Muskeln tatsächlich bei den Odonaten fehlen.

Für eine gemeinsame Evolution der Ephemeropteren und Neopteren (in einer unabhängigen Linie) sprechen nach Matsuda mehrere Merkmale, die alle als im Zusammenhang mit der Entwicklung der Flügel "neu" entstandene Strukturen gedeutet werden. Auch diese Merkmale sind jedoch — in einem anderen Licht besehen — ganz anders interpretierbar: Die vorgenommene Homologisierung dreier Axillarsklerite bei Ephemeropteren und Neopteren (Punkt (1), l.c. S. 392) ist keineswegs gut begründet; die Axillarsklerite 2 und 3 fehlten bei den Ephemeropteren wohl schon primär (s. oben). — Die als Punkt (2) aufgeführte Pleuralleiste (mit dem Fulcrum und dem darauf ruhenden "2. Axillare") ergibt sich als eine Symple-

[1]) Zum sog. "Synthorax" der Odonata muß angemerkt werden, daß die Verschmelzung der beiden Flugsegmente nur die Pleura und Sterna betrifft — die Schlag- und Stellsysteme der Flügelpaare sind funktionell unabhängig!

[2]) Zur möglichen Homologie des Sklerits G1 und des Pterale 1 vgl. S. 83 f. und S. 86 f.

siomorphie der Pterygoten. — Die Epipleurite Basalare und Subalare (Punkt (3)) sind wohl keine Synapomorphien der Ephemeropteren und Neopteren, sondern ebenfalls (partiell) symplesiomorph; das BAS-System der Ephemeropteren (dessen vorderer Abschnitt bisher als "Basalare" bezeichnet wurde) kann dabei nur mit einem Teil der Basalaria der Neopteren, dem 2. Basalare (basII), homologisiert werden (vgl. S. 85f. und S. 88f.). — Die nach Matsuda als synapomorph zu wertende Differenzierung der "notal wing processes" (Punkt (4)) erscheint mir schwer belegbar. Da der Flügelantrieb "über einen Scutellarhebel" bei Neopteren (Hymenopteren, Dipteren) als eine späte Errungenschaft (innerhalb der Neoptera) anzusehen ist, kann zumindest dieser spezielle Antrieb als eine Konvergenz der Neoptera und Ephemeroptera betrachtet werden; er läuft bei den Ephemeropteren über das "Pt4" (= posterior notal process; Matsuda, 1970), bei Hymenopteren und Dipteren dagegen über das Pt1 und den "anterior notal process" ab. — Im Punkt (5) wird die Thoraxmuskulatur der Ephemeroptera und Neoptera als weitgehend synapomorph gewertet. Auch diese Übereinstimmungen sind wohl großenteils Symplesiomorphien (einzelne Muskeln sind wahrscheinlich auch noch bei den Odonaten vorhanden). — Der mit starken dorsalen Längsmuskeln versehene Flügelantrieb (Punkt (6)) unterscheidet sich schließlich bei den Ephemeropteren und Neopteren grundsätzlich (zur Konvergenz der TWM-Systeme bei Ephemeropteren und Neopteren vgl. S. 85 und 88).

Eine der Grundlagen der Argumentation Matsuda's ist noch kritisch zu betrachten. Der Autor schließt aus dem Alter der "Odonata" (die dabei wohl im weiteren Sinne verstanden werden, also nicht als *Odonata) und anderer fossiler Gruppen ("older than Palaeodictyoptera") auf eine konvergente Entwicklung aus apterygoten Vorfahren (l.c. S. 390). Fossil repräsentierte "Taxa" sind jedoch prinzipiell nur schwer als monophyletische Einheiten zu sichern; ihre Zuordnung zu den rezenten Gruppen ist meistens problematisch und umstritten (vgl. dazu die grundlegenden Gedanken von Hennig, 1969, 1982, oder Schlee, 1971). Die Folgerung Matsuda's erscheint mir daher nicht sehr gewichtig.

In Übereinstimmung mit Matsuda nehme ich an, daß die drei Pterygoten-Hauptgruppen sich früh in der Stammesgeschichte voneinander getrennt haben — im Gegensatz zu Matsuda ist die unterschiedliche Differenzierung ihrer Flugapparate jedoch nicht auf einer Stufe anzusetzen, auf der die Flügel noch als kleine Anlagen ("rudiments") vorlagen, sondern später, als bereits eine (wenn auch nicht sehr wirkungsvolle) Flugfähigkeit vorhanden war. Größere Veränderungen geschahen wahrscheinlich erst nach der Aufspaltung der Pterygota in ihre Teilgruppen und gingen jeweils von einem ähnlichen (schon flugfähigen) Vorzustand aus. Demnach sind die drei verschiedenen Flugapparate der Pterygota — die keine eindeutigen Synapomorphien aufweisen, die ein "Stück gemeinsamer Evolution" zweier Gruppen begründen könnten — zumindest in ihrem Grundplan als autapomorph anzusehen. Gegen eine unabhängige Entwicklung der Flügel der Odonaten und Ephemeropteren+Neopteren sprechen außerdem auch die bis ins einzelne gehenden Übereinstimmungen zwischen den Ephemeropteren und Odonaten (etwa im dorsalen BAS-Bereich; vgl. S. 87f.), die Matsuda offensichtlich übersah. Die deutlichen Unterschiede zwischen den Flugapparaten sind andererseits nicht so erstaunlich, da in den drei Pterygoten-Linien drei verschiedene (alternative) Möglichkeiten von Antriebs- und Stellsystemen verwirklicht wurden.

Der Beitrag paläontologischer Forschung zu diesen Fragestellungen ist umstritten: 1) können fossile Flügel aus entsprechend weit zurückliegenden erdgeschichtlichen Perioden in der Regel nicht sicher einer der rezenten Hauptgruppen (oder ihrer Stammgruppe) zugeordnet werden — und 2) sind die für die Beurteilung des Flug-Funktionstyps wesentlichen proximalen Bereiche der Flügel nur selten erhalten. In jüngerer Zeit wurden allerdings einige Abdrücke beschrieben, die — nach den Abbildungen zu urteilen — zahlreiche Details der Gelenkregionen erkennen lassen (Kukalová-Peck, 1974, 1978, 1983; Kukalová-Peck & Richardson, 1983; Riek & Kukalová-Peck, 1984); sie verdienen besondere Beachtung, v.a. weil sie evolutionstheoretisch sehr weitgehend interpretiert wurden, wodurch der Eindruck entstand, daß die große Lücke zu den Anfängen des Insektenfluges nun endlich geschlossen werden könne. Die Flügelgelenkbereiche von *Ostrava nigra* und *Mazonopterum wolfforum* (Palaeodictyoptera der Familie Homoiopteridae aus dem Ober-Karbon, von Kukalová-Peck 1983 einer monophyletischen Gruppe "Paleoptera" zugeordnet) zeigen nach der Auffassung

der Autorin die primitivsten Skleritanordnungen, die bisher bekannt sind. Sie führten zur Rekonstruktion einer aus 32 (!) Skelettelementen bestehenden ursprünglichen Gelenkregion der Pterygoten. Dieses "Ur-Flügelgelenk" wird seinerseits auf ein proximal der Subcoxa liegendes, zusätzliches Beinglied ("Epicoxa") zurückgeführt, das seinen Exiten, den späteren Flügel, ringförmig umgab (1983, l.c. Fig. 4). Nach der Zergliederung der Epicoxa in die 32 (zunächst gleichartigen, in Längs- und Querreihen angeordneten) Teile seien dann die Gelenkstrukturen der rezenten Pterygoten-Hauptlinien (Odonata+Ephemeroptera und Neoptera) durch unterschiedliche Kombination und Verschmelzung der Sklerite entstanden, wobei die Ur-Sklerite nach der Auffassung Kukalová-Peck's bis ins einzelne gehend mit den Epipleuriten, Axillaria etc. homologisierbar blieben (1983, l.c. Fig. 16). Die wenigen (und vagen) Aussagen zur Funktionsweise der Teile lassen die postulierten Entwicklungswege jedoch keineswegs "durchgängig" erscheinen. Es bleibt z.B. unklar, ob (und in welcher Ausprägung und Funktion) der Flügel seine Beweglichkeit überhaupt stets beibehielt, oder ob er nicht doch zeitweise eine Art unbewegliches "Paranotum" bildete (1983, l.c. S. 1634f.). Außerdem werden Muskulatur und Mechanik der rezenten Flugapparate zu wenig berücksichtigt. Wann und wie kamen die wesentlichen dorsalen Längsmuskeln (indirekten Senker), die das Tergum verwölben, in's Spiel? Wie erklären sich die indirekten und direkten coxalen Flugmuskeln (die "bifunktionellen" Muskeln Wilson's, 1962), die doch auf schon an der Pterygoten-Basis vorhandene, Insekten-typische Laufbeine schließen lassen und damit ein stabiles Pleurum-Widerlager erforderten? Kukalová-Peck muß (notgedrungen) bei ihren Aussagen zur Evolution der rezenten Konstruktionen sehr unbestimmt bleiben und sich auf die allerersten Anfänge der Flügelentwicklung beschränken — die große Kluft zu den rezenten Apparaten bleibt offen. Ihre Hypothese beinhaltet im Grunde die Annahme einer di-phyletischen Evolution der Flugfähigkeit (1983, l.c. S. 1638, 1645) — und ähnelt darin der Hypothese von Matsuda (1981), nur mit einer anderen Kombination der Gruppen[1]). Gerade weil aber ein funktioneller Brückenschlag zu den rezenten Gruppen fehlt, sind die vorgenommenen Sklerit-Abgrenzungen und "Homologisierungen" (1983, Fig. 16) zweifelhaft und eigentlich beliebig; sie sind — in Ermangelung wesentlicher Anhaltspunkte für die Homologisierung (z.B. der Muskulatur) — kaum zu belegen. Selbst bei den rezenten Insekten (die sich bis in winzigste Details studieren lassen) bieten die Gelenksklerite erhebliche Homologisierungs-Schwierigkeiten; eine genaue Abgrenzung ist (infolge sekundärer Abgliederungen, Zerteilungen und Verschmelzungen) oft sehr schwierig, oder vorerst noch gar nicht möglich. Die durch "Nahtlinien" angedeuteten Grenzen und Schein-Grenzen der äußeren Morphologie lassen ja keine sicheren Rückschlüsse auf die Lage von Gelenkstellen und damit auf funktionelle Bewegungseinheiten zu (das gilt natürlich insbesondere für Fossilien). Gelenke können außerdem durch eine versteckte, z.B. versenkte Lage leicht übersehen werden; v.a. aber liegen über die (für das Verständnis besonders wesentlichen) Gelenke der Flügel-Unterseite bisher keine Fossildokumentationen vor. In Anbetracht dieser Sachlage erscheint es sehr wesentlich, daß bei der Beschreibung fossiler Flügel-Gelenkregionen äußerst vorsichtig vorgegangen wird und nur die wirklich eindeutig erkennbaren Teile dokumentiert werden. Da sowohl die Bildung monophyletischer fossiler Gruppen als auch ihre Zuordnung zu rezenten Einheiten auf große Schwierigkeiten stößt, ist zudem eine begriffliche Klarheit unbedingt erforderlich (darauf geht Hennig, 1969, v.a. im Teil I, in dem er die Möglichkeiten und Grenzen der Paläontologie analysiert, ausführlich ein). Die Widerlegung der von Hennig (1969) angeführten synapomorphen Merkmale der *Palaeoptera durch Kukalová-Peck (1983, S. 1661) scheint mir aus diesem Grund nicht fundiert zu sein, da *-Gruppen und (echte) Stammgruppen von der Autorin nicht klar unterschieden werden (übrigens auch nicht bei Riek & Kukalová-Peck, 1984).

Verschiedene Annahmen und Folgerungen Kukalová-Peck's lassen eine vorsichtig-kritische Einstellung etwas vermissen. Zu der (anscheinend nicht in ihr Bild passenden) Tegula bemerkt die Autorin z.B. (1983, S. 1636): "The tegula is a trichobothrium, not a sclerite (E. L. Smith, personal communication)...". Nicht einmal bei den rezenten Gruppen ist jedoch eine zweifelsfreie Homologisierung der "Tegulae" möglich (vgl. S. 89)! Oder: Gleitflieger, die am Vorhandensein einer "starren" (hinteren) Axillarplatte (= RAP) zu erkennen seien, "never

[1]) Auch Matsuda (1981) lehnt übrigens eine monophyletische Entstehung der Flügel (als Stummel) nicht kategorisch ab!

flap their gliding planes while gliding" (1983, S. 1665). Zeigen segelnde Aeshniden (*Aeshna grandis*, *Anax imperator*) nicht sogar das Gegenteil, nämlich alle Übergänge zum Schlagflug? Außerdem besitzen auch die sicher höchst selten segelnden, wahrscheinlich plesiomorphen (!) Zygopteren eine Radioanalplatte, die (wie bei Anisopteren) jedoch keineswegs starr ist.

Eine genauere Zuordnung und Bewertung der fossilen Flügelgelenke (von denen man sich so viel versprochen hat) wird auch in Zukunft mit großen Schwierigkeiten verbunden sein. Ihre Interpretation wird z.B. entscheidend vom Kenntnisstand der Funktionsmorphologie der rezenten Gruppen und von der Existenz einer Ausgangsbasis gesicherter Homologievorstellungen abhängen. Dies kann am Beispiel von *Ostrava nigra* noch einmal illustriert werden. Hennig vermutete (1969, l.c. S. 145; unter Bezug auf eine frühere Arbeit Kukalová's), daß das Flügelgelenk aller rezenten Pterygota "aus einem Vorzustand, wie ihn Kukalová bei *Ostrava* beschreibt, ..., hervorgegangen sein muß". Er ordnet *Ostrava* damit sogar weiter basal im System ein als Kukalová. Hennig empfindet allerdings das Fehlen der Costalplatte bei diesem Fossil als etwas verwunderlich, wobei er davon ausgeht (l.c. Abb. 25), daß die ganze Odonaten-Costalplatte (incl. der dhCP) der Humeralplatte der übrigen Pterygoten homolog ist (in der vorliegenden Arbeit wird dagegen nur die dhCP der Humeralplatte gleichgesetzt). Neuere Abbildungen von *Ostrava* (Kukalová-Peck & Richardson, 1983, Fig. 20) zeigen im vorderen Basisbereich des Flügels einen weiteren Skleriten, der in der Abb. 25 von Hennig noch fehlt. Dieser könnte (s. Kap. 3) mehrere Deutungen erfahren: Er könnte z.B. einer Humeralplatte (dhCP) entsprechen (die proximale Costalplatte, bzw. der Sklerit BAS, würde dann in einem basalen, nicht fossil erhaltenen Abschnitt liegen — sie könnte auch mehr oder weniger reduziert sein), oder der proximal davon liegenden Struktur BAS homolog sein. Der ursprünglich an der Pterygotenbasis vorhandene Hauptteil der Costalplatte (BAS) wäre also bei *Ostrava* entweder noch vorhanden oder schon teilweise bis ganz reduziert. Die Humeralplatte könnte sogar auf die Flügelunterseite gewandert sein (vgl. S. 89f.). Eine genaue Zuordnung des (in wesentlichen Bereichen nicht erhaltenen) Flügelgelenks zu einer bestimmten Gruppe (oder Stammgruppe) der Pterygota bleibt daher weiterhin problematisch.

Evolution des Flugapparates innerhalb der Odonaten und funktionelle Deutung einiger Merkmale des Flügelgeäders

Die Zygoptera und Anisozygoptera (mit der einzigen, durch zwei Arten vertretenen rezenten Gattung *Epiophlebia*) zeigen einige gemeinsame Merkmale des Flugapparates, die auf eine ähnliche Flug-Spezialisierung (d.h. einen ähnlichen Flugtyp) hinweisen. So ist der Winkel λ der Grundschlagbahnebene des Flügels kleiner als bei den Anisoptera; er kann (beim Vorder- und Hinterflügel!) zur Vertikalen oder zur Horizontalen hin verändert, also vergrößert oder verkleinert werden. Da die Anisozygoptera + Anisoptera eine monophyletische Gruppe bilden (beide Gruppen besitzen einige abgeleitete, wahrscheinlich synapomorphe, Merkmale: Kiemenenddarm der Larven, s. Asahina, 1954; dreiarmige abdominale Haltezange der Männchen, s. Hennig, 1969, l.c. S. 321ff.), sind diese Übereinstimmungen der Zygoptera und Anisozygoptera als Symplesiomorphien anzusehen (die Möglichkeit einer Konvergenz wird ausgeklammert, s. unten). Dafür sprechen auch Merkmale im Flugapparat der Anisoptera (welche selbst eine sichere monophyletische Gruppe darstellen — vgl. z.B. Fraser, 1957 und Pfau, 1971), die deutliche Anzeichen sekundärer Veränderung aufweisen: als Folge der Reduktion verschiedener Muskeln des Schlagbahn-Stellsystems — der pa fehlt in beiden Segmenten, der dlm wurde im Metathorax reduziert (vgl. S. 61f.) — zeigen die Flugsegmente der Anisopteren insgesamt eine stärker ausgeprägte Heteronomie. Da es unwahrscheinlich ist, daß die homonome Ausprägung des Thorax bei Zygopteren und Anisozygopteren konvergent entstanden ist, kann gefolgert werden, daß der Pterothorax des letzten gemeinsamen Vorfahren der Odonata zygopteroid-anisozygopteroid beschaffen war (vgl. dazu auch S. 82ff.).

Interessant ist, daß bestimmte Teilstrukturen des Vor-Zurückschwingsystems innerhalb der Zygoptera (deren Monophylie nicht gesichert ist; vgl. Fraser, 1957) und bei *Epiophlebia* in unterschiedlicher Ausprägung auftreten: Während im Mesothorax bei allen Gruppen zwei Tergalsklerite (vTS und hTS) vorhanden sind, fand sich im Metathorax bei den meisten untersuchten Zygopterenfamilien (Calopterygidae, Epallagidae, Chlorocyphidae, Platycnemididae, Coenagrionidae und Protoneuridae) nur ein Sklerit, der vergrößerte vTS — der hTS ist reduziert, d.h. durch Membran ersetzt. Bei den Les-

tiden und auch bei den Hemiphlebiiden[1]) ist der hTS dagegen auch im Metathorax noch weitgehend erhalten, was als ursprünglicher Zustand aufgefaßt werden kann. *Epiophlebia* besitzt im Metathorax ebenfalls beide Teile, gegeneinander noch beweglich, jedoch schon weitgehend anisopteroid verschmolzen (s.S. 62). Es erscheint lohnend, den Vergleich dieser Strukturen — die zwar funktionell relativ unbedeutend erscheinen, aber auf eine monophyletische Teilgruppe der "Zygoptera" hinweisen (die einer Aufspaltung der Zygopteren, wie sie Fraser, 1957, vorschlug, widerspricht!) — auf alle Gruppen auszudehnen.

Aufgrund der mehr horizontal ausgerichteten Grundschlagbahnebene, und der Möglichkeit zur Schlagbahnveränderung bei Vorder- und Hinterflügel durch je zwei Stellmuskeln, sind die Zygopteren (und wohl auch die Anisozygopteren) auf engem Raum außerordentlich manövrierfähige Flieger, die in der Lage sind, auch den dichteren Bewuchs des Uferbereichs von Gewässern zu besiedeln (der primitive, noch sehr feindanfällige Kopulationsmechanismus ist in diesem Lebensraum anscheinend noch "tragbar"; vgl. Pfau, 1971). Die strukturellen und funktionellen Abwandlungen des Flugapparates in der Stammgruppe der Anisoptera — die Verstellung der Grundschlagbahnebene und die Einengung des Schlagbahn-Stellbereichs der Flügel — verändern diesen ursprünglichen Flugtyp wesentlich. Sie können als eine Anpassung an eine neue ökologische Zone interpretiert werden: Die rezenten Anisopteren stellen robustere, schnellere Flieger dar, die auch besser in der Lage sind, Dauer- und Streckenflüge zu vollbringen. Sie haben den Luftraum über der freien Wasserfläche erobert. Infolge der vertikaler stehenden Grundschlagbahnebene ihrer Flügel wird (beim Auf- und Abschlag) mehr Vortrieb erzeugt, was den besonders "reißenden" Flug erklärt. Anscheinend wurden verschiedene Muskeln (die "Rückschwing"-Muskeln pa im Mesothorax und dlm im Metathorax; vgl. S. 61f.) mit der Verstellung der Schlagbahnebene in der Stammgruppe der Anisoptera überflüssig und konnten reduziert werden. Damit ging auch eine Vereinfachung der Flugmechanik einher, was wiederum den Flügelantrieb effizienter machte. Im Metathorax wurde zusätzlich der Flügel-Vorschwingmechanismus (und sein Muskel, der pa) reduziert. Dieses Segment wurde so im Zuge der Spezialisierung der Anisoptera zu "Vortriebsfliegern" zu einem weitgehend reinen Antriebssegment (die tergale Mechanik konnte in diesem Zusammenhang besonders stark vereinfacht werden! Vgl. S. 62). Die Veränderung der Grundschlagbahnebene beider Flügel bedingte jedoch gleichzeitig einen Verlust an Auftrieb, der anscheinend dadurch aufgefangen werden konnte, daß die Flügelspreiten — v.a. im Hinterflügel, in dem der Analteil besonders vergrößert ist — verbreitert wurden.

Man könnte erwarten, daß der pronatorisch-supinatorische Drehspielraum der Flügel bei den Anisoptera mit der Einschränkung des Schlagbahnspielraums verkleinert werden konnte. Bestimmte, gegenüber den Zygopteren abgewandelte Merkmale des Flügelgeäders deuten jedoch sogar eher auf eine erweiterte Verwindungsfähigkeit der Flügel hin; sie stehen wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Verbreiterung der Flügel oder/und der Verstärkung des Flügelantriebs. (Da diese Geäder-Veränderungen v.a. den Aufschlagsdrehbereich betreffen, erweitern sie möglicherweise in erster Linie den Spielraum der Vortriebserzeugung; s. oben und S. 93ff.) So ist bei den Anisopteren das Flügeldreieck (die Discoidalzelle) sekundär vergrößert, zweigeteilt und durch zusätzliche Adern stabilisiert (vgl. Fraser, 1957). Dadurch wird ein größerer distaler und kaudaler Flügelbereich an die Cubitalsektor-Basis angekoppelt, wodurch sowohl die Übertragung der aktiven Kräfte nach distal (auf die größere Flügelfläche) wie auch der passiven Kräfte nach proximal (zur Flügelbasis) gesichert oder verbessert wird. Wahrscheinlich ist außerdem die Verlagerung des Ursprungsorts der Flügeladern "IR_3" und "R_{4+5}" (Abb. 8) zur Flügelbasis hin (vgl. Fraser, 1957) in einem Zusammenhang mit der Verwindungsfähigkeit größerer (breiterer) Flügel zu sehen, da auch dadurch die von diesen Adern "getragenen" Flügelbereiche enger an den Arculus und die Cubitalsektor-Basis angeschlossen werden (vgl. auch Pfau, 1975). Dieses Merkmal tritt allerdings auch bei bestimmten Teilgruppen der Zygoptera (und bei den Anisozygoptera) auf, und zwar v.a. dort, wo breitere, weniger "gestielte" und dichter geaderte (schwerere!) Flügel vorhanden sind. Fraser (1957) stellt diese Grup-

[1]) *Hemiphlebia mirabilis* Selys (die einzige rezente Hemiphlebiide) besitzt im Meso- und Metathorax außerordentlich ähnlich ausgebildete Sklerite vTS und hTS — wahrscheinlich ein sehr ursprünglicher Zustand. Für die Überlassung eines Exemplars von *Hemiphlebia* sei Herrn Dr. J. A. L. Watson an dieser Stelle herzlich gedankt.

pen in die Nähe der Anisoptera (+Anisozygoptera) und betrachtet die Zygoptera daher als uneinheitliche (paraphyletische) Gruppe. Wenn sich diese Hypothese erhärten ließe, hätte man gleichzeitig ein gewichtiges Argument dafür, daß der gestielte, schmale ("typische") Zygopterenflügel als der ursprüngliche Flügel der Odonata (*Odonata! Vgl. Fußnote S. 76f.) anzusehen ist. Der nähere Anschluß von "IR_3" und "R_{4+5}" an den Arculus (und die dadurch erreichte Erhaltung oder Verbesserung der Verwindungsfähigkeit im Aufschlagsdrehbereich) könnte bei Zygopteren jedoch auch konvergent entstanden sein. Dafür spricht z.B., daß innerhalb verschiedener Zygopterenfamilien noch Übergänge der Aderverlegung erhalten sind. In einigen Gruppen (Epallagidae, Calopterygidae) ist die Merkmalsevolution sogar weiter vorangeschritten als bei den Anisoptera: "R_{4+5}" entspringt dort beinahe direkt vom Arculus.

In einem funktionellen Zusammenhang mit der Pronations-Supinations-Drehmechanik des Flügels stehen sicher noch zahlreiche weitere Merkmale des Flügelgeäders. Die Stabilisierung des Costalsektors durch verstärkte Costa-Radius-Queradern ("antenodal primaries", vgl. Fraser, 1957; pan_1 und pan_2, Abb. 3) spielt z.B. im Aufschlagsdrehbereich eine wichtige Rolle, da der Cubitalsektor ein solides Verwindungs-Widerlager benötigt. In den breiteren Flügeln der Anisoptera+Anisozygoptera (und einiger Gruppen der Zygoptera!) ist der Costalsektor durch weitere Queradern zusätzlich verstärkt. Auffallend ist dabei, daß der Arculus am Costalsektor meist in der Mitte zwischen den beiden (durch ihre besondere Dicke hervorgehobenen) "primaries" artikuliert — manchmal ist die Gelenkstelle des Arculus auch der ersten oder zweiten Hauptquerader genähert, die dann besonders verstärkt ist. Die genauere Kenntnis der Flügelmechanik ermöglicht jetzt sogar die funktionelle Interpretation einiger ganz unbedeutend erscheinender Merkmale des Odonaten-Flügelgeäders: Der schräge Verlauf des Arculus (Abb. 3 und 8) ist z.B. wohl v.a. der "Distal-Komponente" der supinatorischen Bewegung des CuS (s.S. 53) "angepaßt" — eine entgegengesetzte Schrägstellung des Arculus würde die Verwindung behindern. Die Ausrichtung der kurzen, ebenfalls besonders kräftigen (aber in den Abbildungen von Odonatenflügeln meist nicht berücksichtigten) proximalen Costa-Radius-Querader cr_2 (etwa senkrecht zur Achse E1, s. Abb. 3 und 7) steht dagegen in einem Zusammenhang mit dem Flügeldreh- und Verwindungsmechanismus des Abschlagsdrehbereichs; auch hier würde eine andere Ausrichtung der Ader (und eine andere Lage des Gelenkpunkts c3, an dem die Ader vorn endet) die Verwindungsbewegung beeinträchtigen.

Weitere vergleichend-morphologische wie auch biomechanische Untersuchungen sind für eine bessere Beurteilung der Flügelgeäder-Merkmale notwendig. Sie könnten nicht nur unser Verständnis der Funktionsweise der Flügel der rezenten Pterygoten (und ihrer mannigfaltigen Funktionswechsel) erweitern, sondern würden gleichzeitig auch Einblicke in die Biologie der ausgestorbenen Gruppen vermitteln, von denen wir, als einzige Reste, oft nur Flügelgeäderteile kennen.

Die Muskelfunktionen im tabellarischen Vergleich

Die Komplexität der thorakalen und pteralen Mechanik macht es in vielen Fällen schwer, Muskelfunktionen durch einfache Zugexperimente an den Sehnen auf Anhieb zu erkennen; die zahlreichen Irrtumsmöglichkeiten können erst bei genauer Kenntnis aller Einzelmechanismen und ihrer wechselseitigen Abhängigkeit reduziert werden. Entsprechend vielfältig ist das Bild, das sich beim Studium der Literatur ergibt. Selbst die Autoren, die sich eingehender mit dem Flugapparat der Libellen beschäftigten, Tannert (1958) und Russenberger & Russenberger (1959/60), weichen in ihren Ergebnissen zur Skelettmechanik — und in den davon ausgehenden Interpretationen der Muskelfunktion — stark voneinander ab. Neville (1960) unternahm den Versuch, die Wirkungen der Muskeln durch Beobachtung von Skelettbewegungen und durch Muskelausschaltexperimente bei vor dem Windkanal fliegenden Libellen direkt zu erkennen. Dabei ergaben sich jedoch offenbar Widersprüche, die (ohne genauere Kenntnis der Skelettmechanik) nicht aufzulösen waren. Außerdem ist es Neville wohl nicht gelungen, die Bewegungen der Skelett-Teile tatsächlich meßbar zu machen. Da seine Meßpunkte in Wirklichkeit sehr komplizierte Raumbahnen beschreiben (die Bewegungen stehen in Abhängigkeit von mehreren Kräften und können sich zusätzlich überlagern), erfordert die Erfassung der Bewegung eines Punktes (in Bezug auf eine Kraft) nicht nur perspektivische Korrekturverfahren, sondern die gleichzeitige Berücksichtigung aller anderen wirkenden Kräfte. Es ist daher nicht gerechtfertigt, daß Neville seine Ergebnisse als exakt (weil "quantitativ") von

"nur" qualitativen Befunden positiv abhebt.

In der Tabelle 1 sind die Muskel-Termini und -Funktionen verschiedener Autoren zusammengefaßt. Dabei mußten manche Funktionsbezeichnungen in den hier verwandten Begriffsgebrauch "übersetzt" werden. In den anschließend unter 1. bis 23. angefügten Bemerkungen zur Tabelle wird versucht, einige abweichende Ergebnisse zu erläutern und bis zu ihren theoretischen Voraussetzungen (die manchmal allerdings schwer ersichtlich waren) zurückzuverfolgen.

1. — Clark (1940) geht nicht näher auf die Skelettmechanik ein, so daß die Muskelfunktionen z.T. nicht erklärt sind. Die Basalarmuskeln ($dvm_{3,4}$) werden den "Subalarmuskeln" (pm_{1-4}) als antagonistische Muskeln der Flügeldrehbewegungen gegenübergestellt: bei zeitlich verschiedenem Einsatz ("alternate action") würde entweder der vordere Teil des Flügels (Pronation) oder der hintere (Supination) gesenkt; gleichzeitige Aktion beider Muskelgruppen würde dagegen zur Senkung des ganzen Flügels führen (l.c. S. 556). Die mit diesen Angaben nur angedeutete (einfache) Flügeldrehmechanik konnte nicht bestätigt werden.

Tabelle 1

CLARK, 1940			TANNERT, 1958		RUSSENBERGER und RUSSENBERGER, 1959/60	
dvm_1	Heber		Hebermuskel (2-geteilt)	2)	dvm	Heber, Supinator-Promotor (bzw. Pronator-Remotor)
dvm_3	Senker Pronator	1)	vorderer Senkermuskel Pronator	2)	bm1	Senker, Pronator (-Remotor)
pm_1	Senker Supinator	1)	mittlerer Senkermuskel	2)	sm1	Senker (Supinator-Promotor)
dvm_2	Heber		—			—
dvm_5	Heber? Beinbeweger?		—			—
dvm_4	Senker Pronator	1)	Steuermuskel Costa Pronator, Senker	3) 7)	bm2	
pm_5	Pronator		Steuerm. Ventralausläufer Pt1 (Mesothorax Anisoptera), Pronator 4) Seitl. Verspannerm. d. Mesoscutum (Zygoptera) u. Metascutum (Zygoptera + Anisoptera)	5)	Tpm (1, 2)	
dvm_6	Heber		Steuermuskel Lateralausläufer Pt1 Supinator	3) 4)	axm	Remotor (Pronator)
dvm_7	Heber		Steuermuskel r + m − c Heber, Supinator	2)		
pm_2	Senker Supinator	1)	hinterer Senkermuskel (etc. s. l.c. S. 411, 422)	2)	sm2	Supinator (Promotor) 10)
pm_{4a} } pm_{4b} }	(Senker) Supinator	1)	Steuermuskel Analis 1a, Pronator 6) Steuermuskel Analis 1b, Supinator	6)	dlm	Supinator (Promotor)
pm_3	Senker Supinator	1)	Steuermuskel Analis 2 Senker (etc. s. l.c. S. 411, 422)	2) 7)	sim	Supinator (Promotor)
dlm_1	Senker		hinterer Verspanner des Mesoscutum	8)	dim	Pronator-Remotor 9) (bzw. Supinator-Promotor)
—			—		sm3	Remotor (Pronator)

1)—23) vgl. S. 112 — 117

2. — Costal- und Radioanalplatte werden von Tannert (1958) als funktionell scharf getrennte Flügelbereiche betrachtet (s. zum Beispiel l.c. S. 423). Die Flügelverwindung kann daher nach Tannert durch alle diejenigen Muskeln beeinflußt werden, welche eine Basisplatte, relativ zur anderen, auf- oder abwärts bewegen können. Tannert nimmt dies für fast alle Muskeln an, auch für die Haupt-Heber und -Senker (l.c. S. 424; für den bas1, und für den als antagonistisch angesehenen hca, wird die Verwindungsfunktion z.B. auf S. 419 näher ausgeführt). Dabei wird zwischen einer Hauptfunktion (Antrieb) und einer Nebenfunktion (Verwindung) unterschieden. Es wird jedoch nicht näher erläutert, wie sich die zahlreichen, und zudem auf ganz verschiedene Weise (vgl. auch Anmerkung 3 und 4) den Flügel verwindenden Einflüsse distal im Flügel auswirken und gegenseitig beeinflussen.

Auch Hatch (1966) nimmt offensichtlich eine unabhängige Auf- und Abschlagsbewegung der CP relativ zur RAP (und umgekehrt) als Ursache der Pronation und Supination an (l.c. S. 709). Hatch und Tannert kommen jedoch z.T. zu entgegengesetzten Ergebnissen. Ein (distales) Senken der Costa durch den bas1 ergibt bei Tannert eine pronatorische Drehung, welcher der hca (durch Heben der Costa) entgegenarbeiten könne (l.c. S. 410, 419); bei Hatch sind diese Mus-

:VILLE, 1960		HATCH, 1966			PFAU, 1986	
:t tergosternal ber, Pronator	[15]	dvm1	Heber		dvm1	Aufschlagsm. (Antrieb) (Rückschwingm.)
ond basalar ıker, Pronator	[15] [16] [18]	dvm3	Senker, Pronator	[20] [22]	bas 1	Abschlagsm. (Antrieb)
:t subalar ıker	[15]	pm1	Senker	[20]	sub1	Abschlagsm. (Antrieb), Supinator
		dvm2		[21]	dvm2	Einstellm. (Abschlag)
		dvm5		[21]	(tc; s. Fußnote S. 45)	
.t basalar ıker, Pronator	[15] [16] [18]	dvm4	Pronator	[20] [21]	bas2	Einstellm. (Aufschlag)
		pm5	Promotor (?)		tp	Einstellm. ("Klickmech.")
erior coxoalar ›inator, Remotor, ber	[17]	dvm6	Heber, Supinator	[20]	vca	Supinator der unteren Schlagwende (Heber)
ıterior coxoalar ber (l.c. S. 639)		dvm7	Heber, Pronator	[20]	hca	Pronator der oberen Schlagwende (Heber)
ond subalar ıker, Supinator	[15] [18]	pm2	Senker, Supinator	[20] [22]	sub2	Supinator (Abschlag), Senker
		pm4 a,b	(Funktion s.b. Tannert)		fa	Pronator (Aufschlag)
rd subalar ıker, Supinator	[15] [19]	pm3	Supinator	[20] [21]	sub3	Supinator + Einstellm. (Aufschlag)
		dlm1	Promotor (?)	[23]	dlm	Vorschwingm. (Mesothorax) Rückschwingm. (Metathorax)
		—			pa	Rückschwingm. (Mesothorax) Vorschwingm. (Metathorax)

keln dagegen (bezüglich der Flügeldrehung) Synergisten (zu Hatch vgl. auch Anm. 20—23).

3. — Tannert's Bewegungsanalysen sind anscheinend durchweg auf mazeriertes Tiermaterial gegründet. Beim Mazerieren wird das Resilin aus den Gelenkverbindungen (wie z.B. dem Pleuralgelenk p1) herausgelöst; diese zeigen anschließend einen viel weiteren Bewegungs-(Membran-)Spielraum als beim lebenden oder frischtoten Tier. Das Pleuralgelenk p1 ("Unterstützungsgelenk der proximalen Cp" bei Tannert) wurde sicher aus diesem Grund als "Schlittengelenk" verkannt (l.c. S. 404, 418, 420; Abb. 12, 13). Damit wohl zusammenhängend ist nach Tannert die gesamte CP (bei Tannert: proximale Cp+distale Cp; hier, etwas verändert: vCP+mCP+phCP+dhCP, vgl. S. 41) um eine Achse drehbar, die vom "vorderen Scuto-Alargelenk" (t1) durch das vordere Pleuralgelenk (p1) zum "Bereich des distalen Verwindungsgelenks" (bei c3) läuft (l.c. Abb. 5, 18, 36; der distale "Angelpunkt" dieser Achse wird dabei offensichtlich vom Gelenk c3 unterschieden — l.c. S. 418, 423, 432 — ein zweites Gelenk konnte von mir jedoch an dieser Stelle nicht aufgefunden werden). Diese Verwindungsachse existiert jedoch in Wirklichkeit nicht; eine Drehung der gesamten Costalplatte (relativ zur RAP+"c-RAP-Brücke", l.c. S. 418) kann nicht stattfinden (zur Achsen-Anordnung und -Funktion vgl. auch Abb. 7 und S. 47ff.). Der bas2 ist damit kein Drehmuskel der CP (Pronator); bas2 und vca (die sich bei Tannert — an einem zwei-armigen Hebel angreifend — zu beiden Seiten der "Verwindungsachse" gegenüberstehen) sind außerdem nicht als Antagonisten zu betrachten (vgl. auch Anm. 4).

4. — Nach Tannert ist der vordere Tergalsklerit vTS (den er, zusammen mit dem Randsklerit, als "Pterale 1" bezeichnet — zur Homologisierung des Pterale 1 vgl. jedoch S. 83f.) um eine in Tierlängsrichtung verlaufende Drehachse schwenkbar (l.c. Abb. 14b). Der Tergopleuralmuskel tp ("Steuerm. Ventralausläufer Pt1") soll nun durch Anhebung des Randsklerits (RS — bei Tannert "Lateralausläufer Pt1") indirekt (durch Schub von ventral her auf die CP) eine pronatorische Drehung der gesamten CP (vgl. Anm. 3) bewirken; der Muskel ist bei Tannert somit ein Antagonist des vca und ein Synergist des bas2. Eine Bewegung des vTS durch den tp nach lateral-ventral (zur Anhebung des Randsklerits; vgl. l.c. Abb. 14b) ist jedoch nicht möglich. Der RS ist außerdem als ein-armiger, am vTS gelenkig ansitzender Hebel zu betrachten, über den bei Kontraktion des vca — durch Zug an der hinteren Costalplatte hCP — eine Supination erreicht wird; der tp wird dabei nicht gedehnt. Vorderer Tergalsklerit und Randsklerit bilden demnach keinen zwei-armigen Hebel, wie Tannert annimmt. Eine Schubwirkung des wenig harten (biegbaren) RS kann — auch aufgrund der Zwischenmembran zur phCP — ausgeschlossen werden.

5. — Die genaue Muskelwirkung wurde nicht erläutert (zu der nach Tannert abweichenden Funktion des mesothorakalen tp der Anisoptera s. Anm. 4). Nach der vorliegenden Arbeit haben die tp-Muskeln im Meso- und Metathorax (bei Zygopteren und Anisozygopteren+Anisopteren) die gleiche Funktion (s. S. 45f.).

6. — Die beiden Muskeln arbeiten nach Tannert antagonistisch und heben bzw. senken das "Analfeld" (l.c. Abb. 28). Die "Verwindungsachse" würde dabei proximal durch die Mitte des Ansatzgebietes der beiden Muskeln, distal mitten durch den Arculus verlaufen (l.c. Abb. 5, 36). Diese Ausrichtung der Drehachse und die antagonistische Funktion zweier Muskelteile des fa (von den beiden Seiten eines zwei-armigen Hebels aus) konnte nicht bestätigt werden (vgl. S. 53ff.); das "Analfeld" Tannert's entspricht daher auch nicht dem Cubitalsektor. Eine Zweiteilung des fa wird (wie im Falle des dvm1, vgl. Fußnote S. 60) durch die eintretende Trachee, und eine dafür vorhandene Einbuchtung im Apodem, vorgetäuscht.

7. — Tannert nimmt anscheinend eine "Steuerung" der großen Hauptmuskeln durch die kleinen (als synergistisch interpretierten) Nebenmuskeln an (l.c. S. 424f.) — sowohl bezüglich der Schlagfunktion als auch der (für fast alle Muskeln postulierten) Verwindungsfunktion (s. Anm. 2). Vor allem für die Paare bas1—bas2 und sub2—sub3 wird dies genauer erklärt (s. z.B. l.c. S. 411). Nach der hier dargestellten Auffassung (S. 45) "steuern" die kleinen, tonisch aktiven Muskeln dagegen die Kraftwirkung des jeweils antagonistischen Hauptmuskels (der bas2 also z.B. den dvm1; für den sub3 vgl. S. 56).

8. — Der Muskel wird bei Tannert nur auf S. 409 (für den Mesothorax) ohne nähere Erklärung seiner Funktion erwähnt.

9. — Russenberger & Russenberger (1959/60) nehmen eine kombinierte Flügel-Pronation und -Remotion durch die Muskeln sm3, axm und dim beim Abschlag an; entgegengesetzt (supinierend und vorziehend) wirken beim Aufschlag der dvm (s. aber weiter unten) und auch der dim (zur indirekten Wirkung des dim s. auch Anm. 13). Diesen Flügelbewegungen wird eine komplizierte Mechanik (u.a. Kippung des Tergum "in der Medianebene", d.h. um eine Querachse, und Annäherung der pleuralen "Schwingenpfeiler") zugrundegelegt (l.c. Abb. 31a,c). Fast alle Muskeln (auch die direkten Antriebs-Senker) spielen, dieser Mechanik zufolge, eine Rolle als Pronatoren-Remotoren bzw. Supinatoren-Promotoren (einige Funktionen wurden in der Tabelle — der von Russenberger & Russenberger postulierten Mechanik entsprechend — in Klammern ergänzt). Die beiden Autoren betrachten den dvm (ähnlich wie Tannert) als 2-köpfigen Doppelmuskel, wobei sie im dorsalen An-

satzapodem ein Quergelenk (zwischen den beiden Muskelteilen) annehmen (vgl. l.c. S. 23f., 48). Bei Kontraktion würde der dvm entweder Pronation-Remotion oder Supination-Promotion bewirken, je nachdem welcher Teil des Muskels stärker arbeitet. Die in Abb. 31a, c bei Russenberger & Russenberger dargelegte Mechanik konnte nicht bestätigt werden (zur Zweiteilung des dvm vgl. Fußnote S. 60).

10. — Russenberger & Russenberger diskutieren für diese Muskeln, die nach ihrer Ansicht kaum als Senker von Bedeutung sein können, die Möglichkeit einer "Rücksteuerung" des Thorax-Resonanzsystems (vgl. l.c. S. 80ff.).

11. — Die Autoren erwägen eine rechts-linksseitig unterschiedliche Kontraktion dieser Muskeln und nehmen (sehr allgemein) eine Beeinflussung der "Stellung der einzelnen, am Flugmechanismus beteiligten Sklerite" (l.c. S. 28) an. Sie diskutieren auch die Möglichkeit einer gegenläufigen Bewegung des rechten und linken Flügels, u.a. bewirkt durch die Tpm (l.c. S. 47 und Abb. 31b; eine ähnliche Funktion der Tpm= pm5 nimmt auch Hatch, l.c. S. 713, an). Der dafür als Beweis angesehene Hochschulfilm von v. Holst, 1950, zeigt diese Gegenläufigkeit jedoch nicht (vgl. dazu S. 43f. und S. 45f.). Obwohl Russenberger & Russenberger auf die doppelfrequente Bewegung der Pleuren hinweisen (l.c. S. 46f.), erkannten sie die Bedeutung der Tpm für die Einstellung eines bistabilen Flügelschlagmechanismus anscheinend nicht.

12. — Russenberger & Russenberger untersuchten offensichtlich die Muskulatur subadulter (aus Larven gezogener) Exemplare von *Aeshna cyanea* (l.c. Abb. 18). Darauf weisen die Muskelproportionen und auch der (im adulten Tier reduzierte) Muskel sm3 (s. auch Anm. 14) hin. Einige Fehleinschätzungen sind wohl darauf zurückzuführen: der sm3 wird anscheinend mit dem $IIIism_1$ von Clark (1940) verwechselt (einem zum Abdomenrand führenden, intersegmentalen Muskel, der entgegen Clark's Annahme ohne Bedeutung für den Flügelschlag ist), den die beiden Autoren nun auch im Mesothorax aufzufinden meinen; vca und hca (=axm) werden nicht unterschieden (s. l.c. S. 28), der Ursprungsort außerdem nicht richtig beschrieben (Verwechslung mit anderen Muskeln?); der von Russenberger & Russenberger als dlm bezeichnete Muskel (fa der vorliegenden Arbeit) wird im Metathorax anscheinend mit dem (dort bei juvenilen Tieren noch größeren) dim vermengt und als ein Muskel betrachtet; etc.

13. — Russenberger & Russenberger beschreiben eine (auf dem Schlagphasen-Unterschied zwischen Vorder- und Hinterflügel beruhende) unterschiedliche, d.h. pronatorische (beim Abschlag) oder supinatorische (beim Aufschlag) Drehwirkung dieses Muskels in den beiden Schlagphasen (l.c. S. 77f.; s. dazu auch Anm. 9). Sie nehmen außerdem an, daß der Muskel dim die "Phasenverschiebung zwischen Vorder- und Hinterflügel" beeinflußt (l.c. S. 26, 49: "Koppelmuskel zwischen den Flügelsegmenten"). Die segmentkoppelnde Kraft der dim ist jedoch infolge der starken Spreizung der Muskeln nach kaudal wahrscheinlich sehr gering (vgl. S. 61).

14. — Dieser Muskel, von Russenberger & Russenberger als "3. Subalarmuskel" bezeichnet, ist wohl mit dem Pleuroalarmuskel pa (dem Muskel Nr. 31 bei Asahina, 1954 — im Metathorax Nr. 53) identisch. Er läuft bei Zygopteren (und bei der Gattung *Epiophlebia*) vom kaudalen Innenrand der RAP (oder der Membran medial davon) nach vorn-seitlich-unten an die Pleuralleiste (Abb. 2). Bei adulten Anisopteren ist der Muskel reduziert (nur eine Sehneneinstülpung zeigt noch seine dorsale Ansatzstelle) — bei subadulten kann er dagegen in beiden Segmenten noch mehr oder weniger gut entwickelt aufgefunden werden (vgl. dazu Anm. 12). Asahina (1954) beschreibt den Muskel auch für *Davidius* (möglicherweise untersuchte er ein subadultes Exemplar); ich konnte ihn jedoch bei anderen (adulten) Gomphiden (*Ictinogomphus, Onychogomphus, Gomphus*) nicht mehr auffinden.

15. — Zur Erklärung der Drehwirkung der Flügelsenker und -heber bezieht sich Neville (1960, S. 631, 653) auf eine Hypothese von Weis-Fogh (1956). Danach stehen sich bei *Schistocerca* im Mesothorax vor und hinter dem Fulcrum Antriebsmuskeln gegenüber (die Basalar- und Subalarmuskeln), die als Antagonisten (durch verschieden starken Einsatz oder unterschiedlichen Kontraktionszeitpunkt — s. auch Anm. 1 zu Clark, 1940) die Flügelanstellung, durch Drehung des Flügels um das Fulcrum, bestimmen sollen. Der sub1 wird von Neville dementsprechend — aufgrund seiner angenommenen "neutralen Lage" zwischen den vor dem Fulcrum befindlichen Basalarmuskeln (die als Pronatoren angesehen werden) und den dahinter liegenden Subalarmuskeln sub2 und sub3 (welche den Flügel supinieren) — als reiner Abschlagsmuskel betrachtet (l.c. S. 649). Nach der in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Verwindungsmechanik trifft das jedoch nicht zu (vgl. S. 47ff.). Auch bei Heuschrecken hat sich gezeigt, daß der Flügel nicht einfach als Ganzes um das Fulcrum drehbar ist (— diese Bewegung würde mit dem Auf-Abschlagsmechanismus des TWM in Konflikt geraten), sondern daß eine die Antriebsmechanik "umgehende", flügelinterne Verwindungsmechanik vorliegt (vgl. Pfau, 1977b, 1978a; s. dazu auch S. 91, 92).

16. — Unglücklicherweise wird der 1. Basalarmuskel (first basalar bzw. dvm_3 bei Clark) von Neville als "second basalar", der 2. Basalarmuskel (second basalar Clark's oder dvm_4) dagegen als "first basalar" bezeichnet. Beide Basalarmuskeln werden als phasische Muskeln betrachtet, die schon am Ende des Aufschlags (l.c. S. 649; evtl. sehr frühzeitig, s. Fig. 19f — vgl. aber Anm. 18) eingesetzt werden können. Zum Nachweis ihrer pronatorischen Wirkung (die in der vorliegenden Arbeit nicht bestätigt werden kann; vgl.

S. 50) durchtrennte Neville beide Basalarmuskeln und beobachtete die Flügelanstellung bei vor dem Windkanal fliegenden Tieren. Da die Flügelschlagfrequenz nach Ausschaltung um etwa ein Drittel zurückging, ist die beobachtete veränderte Flügelanstellung (l.c. Fig. 19e) jedoch für eine Pronationsfunktion der Basalarmuskeln nicht unbedingt beweiskräftig: mit einer geringeren Flügelgeschwindigkeit wird ja gleichzeitig die passive Pronation verringert bzw. ist auch eine Zunahme der supinierenden Wirkung der Muskeln sub1 und sub2 zu erwarten (ganz abgesehen von der Möglichkeit, daß die Libelle bei Kappung von Muskeln den Einsatz anderer Muskeln zum Ausgleich verändert hat).

17. — Der Muskel kann nach Neville seine Supinations-Wirkung schon vor dem Abschlagsende (l.c. Fig. 13 und v.a. Fig. 21) und dann auch in der 1. Hälfte und fast ganzen 2. Hälfte der Aufschlagsphase (l.c. S. 643, 653, 655) entfalten. (Neville's Fig. 9 und 13 stimmen jedoch damit und untereinander nicht ganz überein.) Bei der Erklärung der vermuteten zusätzlichen Funktion des vca als Remotor (l.c. S. 653) treten Widersprüche auf: wenn eine Flügel-Vorbewegung (nach Neville durch den vca, gegen Ende des Abschlags) mit einem abrupten Auseinanderweichen von RAP und CP einhergeht (l.c. Fig. 11d, 14, 15; S. 640f.; vgl. dazu aber S. 99f. der vorliegenden Arbeit), dann kann der vca kurz danach, an der Schlagwende, nicht auf einmal die entgegengesetzte Bewegung verursachen und zu einem Remotormuskel werden. Das erneute Schließen des Spaltes zwischen den beiden Flügelbasisplatten (l.c. Fig. 11e) wird von Neville anscheinend damit erklärt, daß der vca, nach einer nur anfänglich starken Kontraktion, sich (plötzlich) nur noch schwach weiter kontrahiert (l.c. S. 655) und dadurch (und durch seine Aufschlagsfunktion? s. unten) eine Flügel-Remotion bewirkt.

Neville nimmt außerdem eine "automatische" Rückziehwirkung der Aufschlagsmuskeln, und eine entsprechende, passive Vorziehwirkung der Abschlagsmuskeln, an (l.c. S. 652f., 641), wobei er jedoch nicht zwischen der Schlagbewegung in der (festliegenden) Grundschlagbahnebene und der (davon weitgehend unabhängig möglichen) Vor-Zurückschwing-Bewegung unterscheidet. Zur Erklärung einiger Phänomene mußte Neville dann zu komplizierten Zusatzhypothesen greifen (l.c. S. 652f.).

Der Autor beobachtete eine Diskrepanz zwischen natürlichen und manipulierten Flügelschlägen (l.c. S. 641f., 653) und zog diese z.T. zur Erklärung der vca-Funktion heran. Die beobachteten Unterschiede können jedoch anders gedeutet werden. Sie beruhen wohl darauf, daß Neville den Vorderflügel bei seiner künstlichen Imitierung des Schlags supiniert angestellt abwärts bewegte: der supiniert angestellte Vorderflügel schwingt am Abschlagsende (ausweichend) nach vorn (und "supiniert" dabei weiter, vgl. S. 59) und dann am Beginn des Aufschlags sofort wieder zurück, wobei sich RAP und CP abrupt nähern (entsprechend Neville's Fig. 14, 15). Dieses Vor- und Zurückschwingen ist jedoch keinesfalls die zwangsläufige Folge der geneigten Flügelschlagbahnebene (l.c. S. 641), sondern ergibt sich (zufällig) aus der unnatürlichen Flügelmanipulation und der (nur am Abschlagsende und Aufschlagsbeginn vorhandenen) Flügelbeweglichkeit nach vorn und zurück. Daß sich der Randsklerit (der Ansatzzipfel des vca, bei Neville "anterior lobe of the lateroprescutum") bei einem manipulierten Flügelschlag im Unterschied zum natürlichen Schlag nicht abrupt nach ventral bewegt, ist andererseits nicht verwunderlich.

18. — Der sub2 kann nach Neville supinierend in die Auf-Abschlagswende eingreifen (l.c. Fig. 19f.; S. 649) und dabei, und dann v.a. beim Abschlag (Fig. 19e), die pronierende Wirkung der Basalarmuskeln kontrollieren. Der Autor übersah jedoch andere pronierende Kräfte (die pronierende Wirkung des hca; die beim Abschlag passiv-pronierende Luft); die Pronationsfunktion der Basalarmuskeln trifft nach der vorliegenden Arbeit andererseits nicht zu. Die von Neville aus den Experimenten abgeleitete antagonistische Beziehung bas1,2—sub2,3 kann somit nicht bestätigt werden. Ein früher Einsatz der Muskeln sub2 und bas1 ("second basalar" bei Neville) an der Auf-Abschlagswende ist zwar wahrscheinlich möglich, wurde jedoch durch das Ausschaltexperiment (l.c. Fig. 19f) nicht erwiesen (zur Beweiskraft der Basalarmuskel-Durchtrennungen für die von Neville postulierte pronatorische Funktion der Muskeln vgl. Anm. 16).

Der 2. Subalarmuskel wird in der vorliegenden Arbeit als der wesentliche Gegenspieler der passiv-pronierenden Luft in der Abschlagsphase betrachtet (s.S. 50f., 93ff.), der bas1 ist dagegen als reiner Senker anzusehen (s.S. 50).

19. — Nach Weis-Fogh (unpubliziert, s. Neville, l.c. S 648) ist dieser Muskel tonisch aktiv (vgl. dazu auch S. 44). Neville beschreibt mehrere Funktionen: 1) eine (kombinierte) Abschlags- und Supinationsfunktion innerhalb der Abschlagsphase (l.c. S. 648, 654) sowie 2) eine Supinationsfunktion (zeitlich nach der Supination durch den vca) in der zweiten Hälfte der Aufschlagsphase (s. l.c. Fig. 19 und S. 647, 655). Bedenkt man jedoch die hier dargelegte zugfederähnliche Wirkung tonischer, mit der Antriebsmechanik in Beziehung stehender Muskeln, so wird der sub3 beim Abschlag entlastet und ist somit in dieser Phase "ausgeschaltet" (vgl. S. 56).

20. — Den Text erklärende Funktionsskizzen fehlen leider. Aus der Beschreibung (v.a. l.c. S. 709, 713) geht hervor, daß Hatch (1966) das Zustandekommen der Pronations-Supinations-Bewegungen auf verschiedene Weise erklärt: a) Durch proximales Heben bzw. Senken der CP und RAP, die (voneinander unabhängig) um ihre pleuralen Auflagepunkte schwenken und den distal der Gelenkpunkte liegenden, dazugehörigen Flügelteil entweder senken oder

heben. Senkt sich z.B. die CP proximal, wird der Flügel supiniert, senkt sich die RAP proximal, dann wird er proniert. Diese Mechanik erinnert an Tannert (s. Anm. 2). b) Durch Kippung des Tergum um eine Querachse: senkt sich das Tergum-Vorderende, wirkt dies nach Hatch auf die CP und ergibt (s. a)) eine Supination; senkt sich das Hinterende, wirkt dies auf die RAP und hat (s. a)) eine Pronation des Flügels zur Folge. Diese Annahme einer tergalen Beweglichkeit um eine Querachse erinnert an Russenberger & Russenberger, führt aber zu gerade entgegengesetzten Flügeldrehungen (vgl. auch Anm. 9, sowie Abb. 31c bei Russenberger & Russenberger). c) Durch pronatorische oder supinatorische Drehungen der RAP, die proximal mit entsprechenden Verkippungen des Tergum (etc. s. b) und a)) einhergehen.

Die pronatorische Wirkung des dvm7 (hca) wird nach Hatch anscheinend auf zweierlei Weise erreicht: durch (distales) Heben und durch Supinieren (!) der RAP (l.c. S. 713); die letztere Bewegung verstellt dann wohl das Tergum so, daß die CP proximal angehoben wird, was nach a) ebenfalls eine Pronation ergibt (? — oder es handelt sich hier um einen Druckfehler, s. auch weiter unten). Da der dvm7 die RAP jedoch eindeutig pronatorisch dreht, kann Hatch's Mechanik schon aus diesem Grund nicht zutreffen. Auch der bei Hatch beschriebene Supinations-Mechanismus des dvm6 (vca) — durch distales Heben der CP (s. a)) — kann in Wirklichkeit nicht stattfinden: da CP und RAP über zwei distal der Schlagachse liegende Gelenkpunkte miteinander verbunden sind (vgl. S. 50), würde durch ein distales Anheben der CP der ganze Flügel nur aufgeschlagen.

Ausgehend von der postulierten CP-RAP-Unabhängigkeit, nach der Unterschiede in der normalen Schlagbewegung der beiden Basisteile zu Änderungen der Flügelanstellung führen, betrachtet Hatch die vorderen direkten Senker (dvm3 und dvm4) als Pronatoren, die hinteren (pm2 und pm3) als Supinatoren (die letzteren sollen jedoch auch die RAP supinieren können, was im Widerspruch zum oben beschriebenen dvm7-Mechanismus steht). Der pm1 (l.c. Fig 6A) wird in dieser Hinsicht als neutral betrachtet (was aber anderen Aussagen widerspricht; s. a)).

21. — Für die als tonisch eingeschätzten Muskeln dvm2, dvm4, dvm5 (?) und pm3 nimmt Hatch an, daß sie den Flügel beim Gleitflug in ihrer Stellung (und z.T. auch in der Anstellung) stabilisieren. Sie sollen außerdem für die Flügel-Ruhehaltung bedeutsam sein.

22. — Der pm2 steht dem dvm3 nach Hatch beim Abschlag antagonistisch gegenüber (vgl. dazu auch Anm. 18 zu Neville).

23. — Hatch nimmt außerdem an, daß die (ebenfalls als tonisch eingeschätzten) mesothorakalen dlm1 die Vorder- und Hinterflügel beim Flug voneinander entfernt halten.

DANKSAGUNG

Die Untersuchungen wurden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft finanziert (Ri 57/18, Ri 57/20-3 und Pf 174/1-1). Für ihre Ermöglichung und geduldige Förderung danke ich Herrn Prof. Dr. H. Risler herzlich, für wertvolle Diskussionen und Durchsicht des Manuskripts v.a. Herrn Prof. Dr. D. Bilo (Saarbrücken) und Frau Dr. B. Schroeter. Zu besonderem Dank bin ich außerdem Herrn Dr. S. Asahina (der mir fixierte Exemplare der außergewöhnlichen Libelle *Epiophlebia superstes* überließ), Herrn Prof. Dr. G. Rüppell (der mir eine Kopie seines hervorragenden Filmes über das Flugverhalten von *Aeshna cyanea* zur Auswertung zusandte) und Frau K. Rehbinder (die verschiedene Abbildungen überaus sorgfältig "ins Reine" zeichnete) verpflichtet.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Libellenflügel wird beim Schlag in einem (durch zwei pleurale Gelenklager gebildeten) Scharniergelenk bewegt — dadurch ist eine Grund-Schlagbahnebene festgelegt. Drei starke Muskeln treiben den Flügel an, die direkten Senker bas1 und sub1 und der indirekte Heber dvm1. Schwächere, tonische Muskeln (dvm2; bas2, sub3) können entweder den Abschlags- oder den Aufschlagsmuskeln entgegenwirken, so daß der "Flugmotor" in beiden Schlagphasen (auch unilateral) "gedrosselt" werden kann. Der Muskel tp vermag eine elastische, bistabile Komponente des Flügelschlags — durch Veränderung der Rückstellkraft der Pleuralleiste, die in beiden Schlagphasen zunächst nach lateral ausgelenkt wird — einzustellen.

Die Drehungen des Flügels um die Längsachse (Pronation, Supination) laufen in zwei mechanisch unterschiedlichen Drehbereichen, die den beiden Schlagphasen zugeordnet werden können, ab. Bei einer Pronation im Abschlagsdrehbereich wird der "Verstellflügel" sowohl als Ganzes (in zwei proximalen Scharniergelenken) proniert als auch gleichzeitig unter Spannung gesetzt und pronatorisch verwunden; die Verwindung wird dabei durch die Schubbewegung eines vorderen Flügelteils (Costalsektor) gegen den dahinter liegenden Hauptteil der Flügelspreite (Cubitalsektor) bewirkt. Bei einer Supination im Aufschlagsdrehbereich bewegt sich dagegen der Cubitalsektor gegen den Co-

stalsektor. Der Flügel wird dadurch ebenfalls verwunden. Diese Verwindung ist jedoch (im Gegensatz zur pronatorischen Verwindung im Abschlagsdrehbereich) eine "reine" Flügelverwindung — sie geht mit keiner Drehung des ganzen Verstellflügels einher. Die beiden Drehbereiche grenzen in einer mittleren Anstellung (0°) aneinander; sie sind dort durch mechanische Anschläge (die ein "Überlappen" verhindern) voneinander getrennt. Die verschiedenen pronatorischen bzw. supinatorischen Stellmuskeln sind somit entweder dem einen oder dem anderen Drehbereich zuzuordnen. Einzelne dieser Muskeln können als Muskeln der Schlagwendepunktsdrehungen angesehen werden (hca; vca), andere als Einstellmuskeln der Flügelanstellung. Unter den letzteren vergrößern bestimmte Muskeln den aerodynamischen Anstellwinkel und arbeiten dabei gegen die anströmende Luft (sub1 und v.a. sub2 beim Abschlag, fa beim Aufschlag); nur ein Muskel, der sub3, vermag den Anstellwinkel zu verkleinern und verringert gleichzeitig die Aufschlagsgeschwindigkeit.

Die Kontraktion der mesothorakalen dorsalen Längsmuskeln (dlm) bewirkt eine Schubbewegung des Tergum nach kaudal-dorsal und führt — in einem flügelinternen, aus zwei Gelenken zusammengesetzten Scharniergelenk — zu einem Vor-Schwingen des Flügels (Änderung der Schlagbahn). Dieser Bewegungsablauf kann jedoch erst gegen Ende des Abschlags, und nach Erreichen des 0°-Anschlags des Abschlagsdrehbereichs, stattfinden. Der dvm1 (der Heber des Flügelantriebs) schwingt den Flügel zu Beginn des Aufschlags (automatisch) wieder zurück. Die bei Zygopteren und Anisozygopteren (*Epiophlebia*) gegenüber den Anisopteren (v.a. im Metathorax) abweichenden Verhältnisse des "Vor-Zurückschwing-Systems" werden beschrieben und diskutiert.

Die dargelegten Ergebnisse zur Skelettmechanik unterscheiden sich von älteren Befunden in wesentlichen Punkten und führen dementsprechend zu neuen Interpretationen der Flug- und Stellmuskel-Funktionen. Die Hypothesen der verschiedenen Autoren werden verglichen.

Bestimmte Mechanorezeptoren in der Flügelbasis — ein Chordotonalorgan (CH) und zwei Reihen von campaniformen Sensillen (CF1, CF2) — werden durch die Verwindungsbewegungen des Flügels beansprucht: das CH wird sowohl bei pronatorischer als auch supinatorischer Verwindung über kleine Hebelelemente der Flügelunterseite entdehnt (gedehnt wird der Rezeptor jeweils bei den Rückdrehungen zur 0°-Anstellung hin); in der Kutikula der Felder campaniformer Sensillen treten bei den Flügelverwindungen Zugspannungen (quer zum Flügel) auf. Elektrophysiologische Ableitungen (bei Drehung des Flügels um die Längsachse) ergeben, daß die Sensillen des CH stark phasisch sind und Flügeldrehungen in beiden Drehbereichen (und dort in beiden Richtungen) anzeigen. Die campaniformen Sensillen, die ein phasisch-tonisches Zeitverhalten aufweisen, werden dagegen nur bei Drehbewegungen zu den Anstellextremen hin erregt — CF1 anscheinend bei Pronation, CF2 bei Supination. Diese Rezeptoren könnten zur Messung der geometrischen Flügelanstellung und (indirekt — über den jeweiligen Spannungszustand in der Kutikula und dessen zeitliche Änderung) zur Registrierung der die Flügelanstellung verändernden Luft- und Muskelkräfte eingesetzt werden.

Der Vergleich der Flugapparate der Odonaten, Ephemeropteren und Neopteren führt zu neuen Homologievorstellungen und zur Rekonstruktion eines "Ur-Flugapparates" der Pterygoten (mit zwei Schlagachsen); die rezenten Flugapparate können davon ausgehend in drei alternativen Linien abgeleitet werden. Damit kann der Hypothese einer polyphyletischen Entstehung der Pterygota widersprochen werden — das Problem der Aufspaltung der Pterygota bleibt jedoch ungeklärt. Evolutive Veränderungen innerhalb der Odonaten betreffen v.a. die Ausrichtung der Grundschlagbahnebene und das Vor-Zurückschwing-System (das nur bei Zygopteren und Anisozygopteren in beiden Pterothorax-Segmenten entwickelt ist); die Anisoptera werden als sekundär vereinfachte "Vortriebsflieger" angesehen.

SUMMARY

During the wing stroke the dragonfly wing moves up and down on a hinge joint formed by two pleurum-to-wing articulations, which determines the stroke plane angle of the wing. The wing is driven by strong direct depressor muscles (bas1, sub1) and indirect levators (dvm1), which provide motor power for flight. Certain tonic muscles, which are comparatively weak (dvm2, bas2, sub3), are able to counteract either the downstroke (dvm2) or the upstroke (bas2, sub3) power muscles; thus the flight motor can be throttled back in both stroke phases. A ter-

gopleural muscle (tp) is able to vary the recoil of the pleural ridge, which is bent outwards and loaded in the first part of both the downstroke and the upstroke, and swings back inwards (and is unloaded) in the second part. In this way a bistable mechanism, superimposed on each wingstroke phase, is adjustable by the muscle tp.

The mechanics of the wing movements along its long axis (pronation, supination) are different in two ranges of rotation ("Abschlagsdrehbereich", "Aufschlagsdrehbereich"), which presumably correspond to the ranges of geometrical angle of attack used within the two stroke phases. During pronation in the "Abschlagsdrehbereich" a major part of the wing ("Verstellflügel") is pronated as a whole. Since this movement is determined by two proximal hinge joints, the wing is additionally put under pressure and also pronated by twisting; the twisting is caused by the pressure of the frontal sector of the wing ("Costalsektor") against the caudal sector ("Cubitalsektor"). During supination in the "Aufschlagsdrehbereich" it is the cubital sector, which is pressed against the costal sector; this again causes a twisting (supination-twisting in this case), but is not associated with a movement of the "Verstellflügel" as in the "Abschlagsdrehbereich". The two different ranges of rotation border on each other at 0°, the mean geometrical angle of attack, at which the wing is not twisted. Mechanical stops prevent overlapping of the ranges of rotation. Therefore the muscles of pronation and supination can be assigned to either the "Abschlagsdrehbereich" or the "Aufschlagsdrehbereich".

Different types of pronator and supinator muscles are described: (a) muscles that rotate the wing at the turning-points of the stroke (upper turning-point: hca; lower one: vca) and (b) muscles that are able to adjust the angle of attack mainly within the upstroke or downstroke phase. Among these latter muscles some exert force against the airflow (rotating the wing into the opposite direction), increasing the aerodynamical angle of attack either in the upstroke (fa) or downstroke (sub1, sub2) phase. Only one muscle (sub3) is able to reduce the angle of attack during the upstroke — at the same time reducing the speed of the wing (see above).

Contraction of the dorsal longitudinal muscles (dlm) causes the tergum to shift in a caudal and dorsal direction, resulting in a forward swinging of the wing; most important for this movement is a hinge joint consisting of two single joints both lying at the base of the wing. For mechanical reasons the resulting alteration of the stroke plane angle can only occur at the end of the downstroke — after the 0°-stop of the "Abschlagsdrehbereich" has been reached. The muscle dvm1 (main levator of the flight motor) is able to swing the wing backwards (automatically) at the beginning of the upstroke. Zygoptera and Anisozygoptera (*Epiophlebia*) differ from the Anisoptera in some details (mainly in the metathorax) of this "Vor-Zurückschwing-System" of the wings. In particular they possess direct antagonistic muscles (dlm—pa) in both segments of the pterothorax (in this regard they are considered plesiomorphous). Surprisingly, these muscles show opposite functions in the mesothorax and the metathorax.

Previous studies of sceletal mechanics show widely differing results (compared to one another and to the present study). Various conclusions of these studies concerning the functions of musculature are compared and discussed.

Certain mechanoreceptors, lying in the base of the wing — a chordotonal organ (CH) and two rows of campaniform sensilla (CF1, CF2) — are mechanically stressed during the pronation and supination movements. For example, during pronation-twisting as well as during supination-twisting (beginning at 0°) CH is shortened via two small levers on the underside of the wing, which are in contact with the costal sector or cubital sector respectively. The receptor is stretched during opposite movements, i.e. during supination in the "Abschlagsdrehbereich" and pronation in the "Aufschlagsdrehbereich", and reaches its maximum length at the 0°-stops. In the cuticular zone of the campaniform sensilla (CF1 and CF2) tension stresses (transverse to the long axis of the wing) increase when the wing is twisted (pronated or supinated) and decrease as the geometrical angle of attack falls to 0°. Electrophysiological investigations reveal a strongly phasic response of the CH in both directions of movement for both ranges of rotation. The campaniform sensilla however, which are phasic-tonic, only spike if the wing is twisted. CF1 presumably records the pronation-twisting and CF2 the supination-twisting. These latter receptors could therefore measure the geometrical angle of attack and also indirectly, via the specific patterns and courses of cuticular tensions, provide information con-

cerning the aerodynamical and muscular forces that affect the angle of attack of the wing.

A comparison of the flight apparatus of Odonata, Ephemeroptera and Neoptera reveals possible new homologies and allows of the reconstruction of an ancient flight system of the Pterygota ("Ur-Flugapparat"), which possessed two main axes of wing stroke. The modern forms of the flight apparatus can be derived from this in three functionally differing lines of evolution, which are exclusive of one another. This contradicts the hypothesis of a polyphyletic origin of the Pterygota. However, the problem of the phylogenetic splitting of the Pterygota into three main groups remains unsolved. Within the group *Odonata, evolutionary developments have mainly concerned the stroke plane angle and the "Vor-Zurückschwing-System". The latter is present in both mesothorax and metathorax only in the Zygoptera and Anisozygoptera. It is almost entirely lacking in the metathorax of the Anisoptera, which are considered as specialized for forward-thrust flight.

ABKÜRZUNGEN

A	Analis
a	vorderes pleurales Flügelschlag-Gelenk (p1 bei Odonaten)
A/B	1. Flügel-Schlagachse (durch a und b bestimmt; P1/P2 bei Odonaten)
ac_{III}	Antecosta des Metatergum
Arc	Arculus (Querader R+M/CuP)
arc	Gelenk des Arculus am Radius
B	2. Flügel-Schlagachse (verläuft durch b)
B', B"	"Abkömmlinge" der Achse B bei Odonaten (entsprechen P2/C4 und C2/C4)
b	hinteres pleurales Flügelschlag-Gelenk (p2 bei Odonaten)
BAS	Basis-Sklerit (s.S. 79f.)
$BAS_{a,b}$	Teile des BAS bei Ephemeropteren
basI, II	Basalarsklerite der Neopteren
bas1, 2	Basalarmuskeln
BF1, 2	Sinnesborstenfelder
C	Costa
c	proximales Gelenk der HP (c2 bei Odonaten)
c1 (C1)	Gelenk 1 in der CP (zwischen mCP und phCP) — Großbuchstabe kennzeichnet die Drehachse
c2 (C2)	Gelenk 2 in der CP (zwischen phCP und dhCP) — Großbuchstabe kennzeichnet die Drehachse
c3	Gelenk 3 der CP (zwischen dhCP und CoSB bzw. RAP)
c4	Gelenk 4 der CP (zwischen dem mCP-Kaudalfortsatz und der RAP; Flügelunterseite)
C2/C4	durch die Gelenke c2 und c4 laufende Scharnierachse der Vor-Zurückschwingbewegung
CF1, 2	Felder campaniformer Sensillen
CH	Chordotonalorgan
CoS	Costalsektor
CoSB	Costalsektor-Basis
CP	Costalplatte
CP*	Costalplatte ohne dhCP
$cr_{1;2}$	Costa-Radius-Queradern
CuP	Cubitus posterior
CuS	Cubitalsektor
CuSB	Cubitalsektor-Basis
CuSH	Cubitalsektor-Hebel
d	distales Gelenk der HP (c3 bei Odonaten)
dhCP	distale hintere Costalplatte
dlm	dorsaler Längsmuskel
dvm1, 2	Dorsoventralmuskeln
e	kaudales Gelenk der Ventralseite des BAS
e'	nach distal (in den Flügel) versetztes Gelenk e bei Odonaten (entspricht c4)
e"	nach ventral (ins Pleurum) versetztes Gelenk e bei Neopteren
e1, 2 (E1, 2)	Scharniergelenke des Epifulcrum — große Buchstaben kennzeichnen die Drehachsen
Ef	Epifulcrum
F	Fulcrum (hinterer pleuraler Gelenkkopf)
f	ventrales Gelenk des bas I der Neopteren (Kap. 3)
f	Falz in der RAP-Oberseite (nicht Kap. 3)
fa	Fulcroalarmuskel
fu	basales Biegegelenk des Fulcrum
G1, G2	1. und 2. Gelenksklerit der RAP
g	Gelenk zwischen Tb und T
HA	Hebelapodem der Tergalbrücke

hca	hinterer Coxoalarmuskel
hCH	hinterer Hebelsklerit des Chordotonalorgans
hCP	hintere Costalplatte
HP	Humeralplatte (dhCP bei Odonaten)
hTS	hinterer Tergalsklerit
kMB	kaudale Media-Basis
M	Media
m	Membranzone in der (medialen) Wand des dvm1-Apodems
mCP	mittlere Costalplatte
MP1	Mittelplatte 1 der Neopteren
ms	Membranspalt am CuSH
n	Nodus-Gelenk
p_{max}	extrem pronierte Anstellung (Abschlagsdrehbereich)
p1	vorderes pleurales Flügelschlag-Gelenk, zwischen vGK und CP (mCP)
p2	hinteres pleurales Flügelschlag-Gelenk, zwischen Fulcrum und RAP (Ef)
P1/P2	Schlagachse des Flügels (verläuft durch p1 und p2)
P2/C4	2. Hauptachse des Abschlagsdrehbereichs (verläuft durch p2 und c4)
pa	Pleuroalarmuskel
$pan_{1,2}$	primäre Antenodal-Queradern ("primaries")
phCP	proximale hintere Costalplatte
PN	Postnotum
Pt1	Pterale 1
$Pt1_{1,2}$	möglicherweise (gemeinsam) dem Pt1 homologe Sklerite bei Ephemeropteren
"Pt4"	"Pterale 4" der Ephemeropteren (vgl. S. 85)
R	Radius
r	Resilin
RAP	Radioanalplatte
RS	Randsklerit
S_{max}	extrem supinierte Anstellung (Aufschlagsdrehbereich)
Sc	Subcosta
"ScH"	"Scutellarhebel" der Ephemeropteren (vgl. S. 85)
sub1-3	Subalarmuskeln
T	mittlere Tergalregion
t1	vorderes Tergalgelenk des Flügels (zwischen Tb und vCP)
t2	hinteres Tergalgelenk des Flügels (zwischen TZ und RAP)
T1/T1	Scharnierachse der Tb-Bewegung
Tb	Tergalbrücke
tp	Tergopleuralmuskel
"TPM+TWM"	"Ur-Antriebsmechanismus" der Flügel (vgl. S. 78ff.)
TPM	Tergalplatten-Mechanismus, Flügelantrieb der Odonaten
TWM1	Tergalwölbungs-Mechanismus (1), Flügelantrieb der Ephemeropteren
TWM2	Tergalwölbungs-Mechanismus (2), Flügelantrieb der Neopteren
TZ	Tergalzapfen
vca	vorderer Coxoalarmuskel
vCH	vorderer Hebelsklerit des Chordotonalorgans
vCP	vordere Costalplatte
vGK	vorderer (pleuraler) Gelenkkopf
vTS	vorderer Tergalsklerit
z	Zone verstärkter Kutikula in der kaudalen RAP

LITERATUR

Asahina, S., 1954. A morphological study of a relic dragonfly *Epiophlebia superstes* Selys (Odonata, Anisozygoptera): 1—153, 70 plates. — Japan. Soc. Promotion Sci., Tokyo.

Azuma, A., Azuma, S., Watanabe, I., & T. Furuta, 1985. Flight mechanics of a dragonfly. — J. Exp. Biol. 116: 79—107.

Boettiger, E. G., & E. Furshpan, 1952. The mechanics of flight movements in Diptera. — Biol. Bull. 102: 200—211.

Brodskyi, A. K., 1970. Organization of the flight system of the mayfly *Ephemera vulgata* L. (Ephemeroptera). — Ent. Rev. Wash. 49: 184—188.

Chao, H.-F., 1953. The external morphology of the dragonfly *Onychogomphus ardens* Needham. — Smithson. misc. Collns 122: 1—56.

Clark, H. W., 1940. The adult musculature of the anisopterous dragonfly thorax (Odonata, Anisoptera). — J. Morph. 67: 523—565.

Dubs, F., 1979. Aerodynamik der reinen Unterschallströmung: 1—323. — Birkhäuser Verlag, Basel.

Erhardt, E., 1916. Zur Kenntnis der Innervierung und der Sinnesorgane der Flügel von Insecten. — Zool. Jb. Anat. 39: 293—334.

Fraser, F. C., 1957. A reclassification of the order Odonata: 1—133. — R. zool. Soc. New South Wales, Sydney.

Gettrup, E., 1966. Sensory regulation of wing twisting in locusts. — J. Exp. Biol. 44: 1—16.

Gewecke, M., Heinzel, H.-G., & J. Philippen, 1974. Role of antennae of the dragonfly *Orthetrum cancellatum* in flight control. — Nature 249: 584—585.

Hadorn, E., & R. Wehner, 1974. Allgemeine Zoologie: 1—553. — Georg Thieme, Stuttgart.

Hamilton, K. G. A., 1971. The insect wing, part. I. Origin and development of wings from notal lobes. — J. Kansas Entomol. Soc. 44: 421—433.

Hatch, G., 1966. Structure and mechanics of the dragonfly pterothorax. — Ann. Ent. Soc. Amer. 59: 702—714.

Heide, G., 1971. Die Funktion der nicht-fibrillären Flugmuskeln von *Calliphora* (Teil I und II). — Zool. Jb. Physiol. 76: 87—138.

Hennig, W., 1950. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik: 1—370. — Deutscher Zentralverlag, Berlin.

Hennig, W., 1969. Die Stammesgeschichte der Insekten: 1—436. — Waldemar Kramer, Frankfurt/Main (Senckenberg-Buch 49).

Hennig, W., 1972. Wirbellose II (Gliedertiere): 1—199. — Harri Deutsch, Frankfurt/Main und Zürich.

Hennig, W., 1982. Phylogenetische Systematik: 1—246. — Paul Parey, Berlin.

Holst, E. v., 1950. Flugbewegungen bei Insekten. — Hochschulfilm C 575, Inst. f. d. Wiss. Film, Göttingen.

Kaestner, A., 1972. Lehrbuch der Speziellen Zoologie (Bd. I, Wirbellose 3. Teil, Insecta: A): 1—272. — G. Fischer, Stuttgart.

Kristensen, N. P., 1975. The phylogeny of hexapod "orders". A critical review of recent accounts. — Z. Zool. Syst. Evolutionsforschung 13: 1—44.

Kukalová-Peck, J., 1974. Pteralia of the paleozoic insect orders Palaeodictyoptera, Megasecoptera and Diaphanopterodea (Paleoptera). — Psyche, Camb. 81: 416—430.

Kukalová-Peck, J., 1978. Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. — J. Morph. 156: 53—126.

Kukalová-Peck, J., 1983. Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropodan leg. — Can. J. Zool. 61: 1618—1669.

Kukalová-Peck, J., & E. S. Richardson, Jr., 1983. New Homoiopteridae (Insecta: Paleodictyoptera) with wing articulation from Upper Carboniferous strata of Mazon Creek, Illinois. — Can. J. Zool. 61: 1670—1687.

Matsuda, R., 1970. Morphology and evolution of the insect thorax. — Memoirs of the Entomological Society of Canada, 76: 1—431. — Ottawa.

Matsuda, R., 1979. Morphologie du thorax et des appendices thoraciques des insectes. — In: P. Grassé (ed.), Traité de Zoologie 8, fasc. 8. Masson, Paris: 1—289.

Matsuda, R. 1981. The origin of insect wings (Arthropoda: Insecta). — Int. J. Insect Morphol. & Embryol. 10: 387—398.

Mickoleit, G., 1969. Vergleichend-anatomische Untersuchungen an der pterothorakalen Pleurotergalmuskulatur der Neuropteria und Mecopteria (Insecta, Holometabola). — Z. Morph. Tiere 64: 151—178.

Mittelstaedt, H., 1950. Physiologie des Gleichgewichtssinnes bei fliegenden Libellen. — Z. vergl. Physiol. 32: 422—463.

Möhl, B., 1979. High-frequency discharge of the locust wing hinge stretch receptor during flight. — Naturwissenschaften 66: 158.

Nachtigall, W., 1968. Gläserne Schwingen: 1—158. — H. Moos, München.

Nachtigall, W., & D. M. Wilson, 1967. Neuro-muscular control of dipteran flight. — J. Exp. Biol. 47: 77—97.

Neville, A. C., 1960. Aspects of flight mechanics in anisopterous dragonflies. — J. Exp. Biol. 37: 631—656.

Norberg, R. Å., 1975. Hovering flight of the dragonfly *Aeschna juncea* L., kinematics and aerodynamics. — In: Wu, T.Y.-T. et al. (ed.): Swimming and flying in nature, 2. Plenum Publ. Corp., New York: 763—781.

Pfau, H. K., 1971. Struktur und Funktion des sekundären Kopulationsapparates der Odonaten (Insecta, Palaeoptera), ihre Wandlung in der Stammesgeschichte und Bedeutung für die adaptive Entfaltung der Ordnung. — Z. Morph. Tiere 70: 281—371.

Pfau, H. K., 1973. Fliegt unsere Schmeißfliege mit Gangschaltung? — Naturwissenschaften 60: 160.

Pfau, H. K., 1975. Zwei neue Kleinlibellen (Odonata, Zygoptera — möglicherweise Platycnemididae) aus dem baltischen Bernstein. — Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A, 270: 1—7.

Pfau, H. K., 1977a. Funktion einiger direkter, tonischer Flügelmuskeln von *Calliphora erythrocephala* Meig. — Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1977: 275. — Stuttgart.

Pfau, H. K., 1977b. Zur Morphologie und Funktion des Vorderflügels und Vorderflügelgelenks von *Locusta migratoria* L! — Fortschr. Zool. 24: 341—345.

Pfau, H. K., 1978a. Funktionsanatomische Aspekte des Insektenflugs. — Zool. Jb. Anat. 99: 99—108.

Pfau, H. K., 1978b. Bedeutung des Vorderflügel-Streckrezeptors und -Chordotonalorgans für die Registrierung der geometrischen Flügelanstellung bei *Locusta migratoria* L. — Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1978: 247. — Stuttgart.

Pfau, H. K., 1983. Mechanik und sensorische Kontrolle der Flügel-Pronation und -Supination. — In: W. Nachtigall (ed.), Biona-report 1. G. Fischer, Stuttgart: 61—77.

Pfau, H. K., in Vorb. Vergleichende Untersuchung der Flügel-Pronation und -Supination bei vier neopteren Insekten (*Locusta*, *Cetonia*, *Apis*, *Calliphora*).

Pfau, H. K., Schroeter, B., & E. Steitz, 1977. Der Klickmechanismus der Fliege — ein Demonstrationsmodell. — Biologie in unserer Zeit 6: 188—190.

Pfau, H. K., & K. Honomichl, 1979. Die campaniformen Sensillen des Flügels von *Cetonia aurata* L. und *Geotrupes silvaticus* Panz. (Insecta, Coleoptera) in ihrer Beziehung zur Flügelmechanik und Flugfunktion. — Zool. Jb. Anat. 102: 583—613.

Pfau, H. K., & W. Nachtigall, 1981. Der Vorderflügel großer Heuschrecken als Luftkrafterzeuger. II. Zusammenspiel von Muskeln und Gelenkmechanik bei der Einstellung der Flügelgeometrie. — J. Comp. Physiol. 142: 135—140.

Pringle, J. W. S., 1957. Insect Flight: 1—133. — University Press, Cambridge.

Riek, E. F., & J. Kukalová-Peck, 1984. A new interpretation of dragonfly wing venation based upon Early Upper Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings. — Can. J. Zool. 62: 1150—1166.

Risler, H., in Vorb. Das Chordotonalorgan im Flügel von *Anax imperator* Leach (Insecta, Odonata).

Rüppell, G., 1981. *Aeschna cyanea* (Aeschnidae), Flugverhalten. — Hochschulfilm E 2712, Inst. f. d. Wiss. Film, Göttingen.

Russenberger, H., & M. Russenberger, 1959/60. Bau und Wirkungsweise des Flugapparates von Libellen mit besonderer Berücksichtigung von *Aeschna cyanea*. — Mitt. naturf. Ges. Schaffhausen 27: 1—88.

Savage, S. B., Newman, B. G., & D. T.-M. Wong, 1979. The role of vortices and unsteady effects during the hovering flight of dragonflies. — J. Exp. Biol. 83: 59—77.

Schlee, D., 1971. Die Rekonstruktion der Phylogenese mit Hennig's Prinzip: 1—62. — Waldemar Kramer, Frankfurt/Main.

Schneider, P., & I. Günther, 1978. Präzisionsarbeit der Natur—Flugmaschine Insekt. — Bild der Wissenschaft 3: 60—70.

Seifert, G., 1975. Entomologisches Praktikum: 1—430. — Georg Thieme, Stuttgart.

Simmons, P. J., 1978. Crevice organs: Sensory structures on the wings of dragonflies (Insecta, Odonata). — Zoomorphologie 89: 251—255.

Snodgrass, R. E., 1929. The thoracic mechanism of a grasshopper, and its antecedents. — Smithson. misc. Collns 82 (2): 1—111.

Snodgrass, R. E., 1935. Principles of insect morphology: 1—667. — McGraw-Hill, New York and London.

Snodgrass, R. E., 1958. Evolution of arthropod mechanisms. — Smithson. misc. Collns 138 (2): 1—77.

Sveshnikov, V. G., 1973. Structure and functional characteristics of head receptors controlling the operation of the wing muscles in the dragonfly *Aeschna grandis*. — J. evol. Biochem. Physiol. 8: 466—471.

Tannert, W., 1958. Die Flügelgelenkung bei Odonaten. — Dtsch. ent. Z. (N.F.) 5: 394—455.

Weber, H., 1933. Lehrbuch der Entomologie: 1—726. — G. Fischer, Stuttgart.

Weis-Fogh, T., 1956. Biology and physics of locust flight. IV. Notes on sensory mechanisms in locust flight. — Philos. Trans. R. Soc. Lond. (Biol.) 239: 553—584.

Weis-Fogh, T., 1973. Quick estimates of flight fitness in hovering animals, including novel mechanisms for lift production. — J. Exp. Biol. 59: 169—230.

Weis-Fogh, T., & M. Jensen, 1956. Biology and physics of locust flight. I. Basic principles in insect flight. A critical review. — Philos. Trans. R. Soc. Lond. (Biol.) 239: 415—458.

Wilson, D. M., 1962. Bifunctional muscles in the thorax of grasshoppers. — J. Exp. Biol. 39: 669—677.

Wilson, D. M., & T. Weis-Fogh, 1962. Patterned activity of co-ordinated motor-units, studied in flying locusts. — J. Exp. Biol. 39: 643—667.

Zill, S. N., & D. T. Moran, 1981. The exoskeleton and insect proprioception. I. Responses of tibial campaniform sensilla to external and muscle-generated forces in the American cockroach, *Periplaneta americana*. — J. Exp. Biol. 91: 1—24.